



Déterminisme du recrutement des bivalves sous contraintes environnementales et anthropiques

Pierrick Barbier

► To cite this version:

Pierrick Barbier. Déterminisme du recrutement des bivalves sous contraintes environnementales et anthropiques. Biodiversité et Ecologie. Muséum National d'Histoire Naturelle, 2016. Français. <tel-01297996>

HAL Id: tel-01297996

<https://hal.archives-ouvertes.fr/tel-01297996>

Submitted on 5 Apr 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

MUSEUM NATIONAL



D'HISTOIRE NATURELLE

Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année : 2016

N° attribué par la bibliothèque

|||||

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité :
Écologie marine

Présentée et soutenue publiquement par

Pierrick BARBIER

Le 15 janvier 2016

Déterminisme du recrutement des bivalves sous contraintes environnementales et anthropiques

Sous la direction de :

M. Olivier, Frédéric, Professeur, MNHN

M. Meziane, Tarik, Professeur, MNHN

JURY :

Mme. Bonaud-Ponticelli, Laure

M. Tremblay, Réjean

M. Paulet, Yves-Marie

M. Pouvreau, Stéphane

M. Olivier, Frédéric

M. Meziane, Tarik

Professeur MNHN

Professeur Université du Québec à Rimouski

Professeur Université Bretagne Occidentale

Chercheur IFREMER

Professeur MNHN

Professeur MNHN

Présidente

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Directeur de Thèse

Directeur de Thèse

À ma famille et mes amis,

À Stéphanie Bollard.

REMERCIEMENTS

Comme dit le proverbe « Les meilleures choses ont une fin », c'est emprunt d'émotion que je finalise la rédaction de ce manuscrit de thèse en remerciant l'ensemble des personnes qui ont participé à cette aventure. Jalonnées de moments de doute et d'excitation, d'échecs et de succès, de rencontres et d'expériences inoubliables, ces trois années de doctorat m'ont apporté un enrichissement inestimable, confortant mon envie de continuer dans ce domaine.

Je tiens avant tout à remercier les membres du jury d'avoir accepté de juger ce travail et pris le temps pour le faire de manière pertinente ; en particulier les rapporteurs, Pr. Réjean Tremblay et Pr. Yves-Marie Paulet.

Je remercie énormément les professeurs Frédéric Olivier et Tarik Meziane pour la confiance qu'ils m'ont donnée en me choisissant pour cette thèse, ainsi que pour leur co-encadrement remarquable. En effet, si ces trois années se sont aussi bien déroulées c'est en grande partie grâce à leur complémentarité scientifique, leur qualité pédagogie et leur passion commune pour l'écologie aquatique. La relation créée entre nous n'a jamais été conflictuelle (chose rare entre un thésard et ses co-directeurs semble-t-il) mais toujours emplie de bon sens, sympathique et bénéfique pour nos travaux. Toujours encourageants et intéressants, ils m'ont donné l'envie de continuer dans ce domaine pour lequel ils sont devenus des mentors.

Un grand merci à l'ensemble de l'équipe RESAQUA pour leur accueil chaleureux et leur bienveillance et qui, grâce à l'ambiance familiale qu'il y règne dû à la gestion patriarcale de cette équipe, fournit un environnement de travail impeccable pour la réalisation de thèse de qualité.

Merci à Cédric, Dominique et Hervé pour leur aide en statistiques et sur le logiciel R. Merci à Najet, la maman du labo, pour son aide sur les diverses analyses, sa générosité et son engagement. Merci aux IRDiens et à Guillaume pour leur bonne humeur et leurs récits de vie qui font voyager.

Merci aux différents doctorants et post-doctorants passés ou encore dans cette équipe, Jean-Michel, Claire, Silvia, Frank, Thibaud, Camilla et Françoise, avec qui les échanges ont toujours été stimulant et, je l'espère, sources de futures collaborations.

Je souhaiterais remercier plus spécialement mes binômes, Nicolas Toupoint et Martin Forêt, avec qui j'ai passé respectivement 6 mois sur l'archipel de Chausey. Lors de la période de terrain et suite à nos échanges, Nicolas est devenu un véritable grand frère pour moi. Fort d'un doctorat de qualité et d'une

passion débordante pour tout ce qu'il entreprend, mais aussi doté d'une grande humilité et franchise, j'ai appris considérablement à ses cotés, aussi bien d'un point de vue conceptuel que pratique. La seconde année à Chausey fut tout aussi plaisante à passer au côté de Martin. Toujours souriant et agréable, je le remercie pour son entraide au quotidien et sa bonne humeur et lui souhaite bon courage pour la fin de sa thèse. Je suis fier de les compter parmi mes amis.

Je remercie également les différents stagiaires qui ont osé prendre part au projet DRIVER, Alexis, Olivier, Baptiste, Morgane, et particulièrement Molly et Mathilde qui ont traité énormément d'échantillons au cours de leur Master 2. Leur aide sur le terrain et au laboratoire était nécessaire pour la réalisation de ce travail.

J'ai pu réalisé l'ensemble de ces travaux grâce à de nombreux collaborateurs que je tiens vraiment à remercier pour leur professionnalisme et leur disponibilité. Merci aux différents chercheurs canadiens de l'ISMER et d'ailleurs, Philippe Archambault, Gesche Winkler, Christopher McKindsey, Claude Belzile pour leur aide lors de la réflexion du projet DRIVER, sur le terrain et lors de l'analyse et l'interprétation des résultats. J'en profite pour remercier les Ressources Aquatiques Québec qui, par l'intermédiaire de Céline Audet, m'ont permis d'effectuer un stage de recherche à l'ISMER au cours duquel François Turcotte m'a très bien conseillé.

Je remercie la station expérimentale IFREMER d'Argenton et René Robert qui m'ont donné l'opportunité d'avoir du naissain d'huitre plate pour mener à bien une expérimentation et, indirectement, pour avoir fait connaître mes recherches à leurs collaborateurs.

Enfin je remercie la station marine du CRESCO à Dinard pour leur soutien technique et matériel au cours des diverses missions à Chausey.

Merci au Conservatoire du littoral, au SyMEL et particulièrement aux gardes du littoral Arnaud Guigny et Pierre Scolan, ainsi qu'aux chargés de programme HEIMa, Yann Turgis et Pauline Malterre pour leur aide administratif, technique et leur accueil sur Chausey. De même, je remercie tous les travailleurs et habitants de Chausey que nous avons rencontrés au cours de ces années, sans qui la vie sur l'île n'aurait pas été si agréable.

Bien entendu je remercie profondément mes amis. Qu'ils soient parisiens, bressans, lyonnais, charentais, québécois et d'ailleurs, ils ont tous participé à la réussite de cette thèse, *via* leur soutien moral épisodique ou quotidien.

Pour m'avoir écouté, compris, supporté, conseillé, aiguillé lors de ce doctorat et aussi pour son aide concrète dans la rédaction de ce manuscrit et ses relectures, je remercie de tout mon cœur Béa. Sans elle, ma santé morale et physique aurait certainement été catastrophique lors de cette dernière ligne droite.

Enfin, je remercie ma famille pour avoir toujours cru en moi, même sans comprendre très bien ce que je faisais. Le soutien de mes parents, Katherine et Pierre, de mes sœurs, Carole, Anouk, Dorothée et de leur famille respective, était nécessaire pour arriver au bout de cette expérience.

AVANT-PROPOS

Ce manuscrit de thèse résume trois années de recherche effectuées sur le déterminisme du recrutement des bivalves au sein de l'équipe 6 RESAQUA « Source et transfert de la matière organique en milieu aquatique » de l'UMR BOREA 7208 CNRS-MNHN-IRD-UPMC-UCBN-UAG.

Cette thèse a été réalisée dans le cadre du projet DRIVER « Déterminisme du recrutement des bivalves sous contraintes environnementales et anthropiques », un des modules du programme HEIMa, « Habitats, Espèces et Interactions marines », porté par le Conservatoire du Littoral et le SyMEL et financé par la Fondation TOTAL et l'Agence de l'Eau de Seine-Normandie.

Ce manuscrit de thèse est composé d'une analyse bibliographique, de quatre chapitres exposant les résultats et les conclusions de chaque étude et d'une conclusion générale accompagnée de perspectives de recherches. Les chapitres 1 et 2 sont présentés sous forme d'article en anglais. Le chapitre 3 est divisé en deux sous-parties, dont la première est aussi sous forme d'article en anglais. La seconde partie du chapitre 3 et le chapitre 4 sont rédigés en français sous la forme classique d'un chapitre de thèse.

SOMMAIRE

Introduction générale	21
I. Ecosystèmes	23
1. Concepts et définitions	23
2. Fonctions écosystémiques	26
II. Le recrutement des invertébrés benthiques	30
1. Définition	30
2. Facteurs influençant le succès du recrutement	33
3. Comportement lors de la phase de fixation	36
III. L'archipel de Chausey	39
1. Contexte océanique	39
2. Un modèle d'étude unique	42
IV. Objectifs du projet de recherche	47
 Chapitre 1 : Le recrutement des bivalves de l'archipel de Chausey : une nouvelle composante des fonctions écosystémiques des habitats benthiques	51
I. Résumé	53
II. Abstract	56
III. Introduction	56
IV. Material and methods	59
1. Study site	59
2. Assemblages of bivalve recruits at the end of the reproductive season	60
3. Growth performance and feeding status of <i>Ostrea edulis</i> juveniles	62
a. Biological material and experimental design	62
b. Biometry and fatty acid analyses of recruits	62
4. Statistical analyses	63
V. Results	64
1. Assemblages of bivalve recruits at the end of the reproductive season	64
2. Growth performance and feeding status of <i>Ostrea edulis</i> juveniles	67
VI. Discussion	73
1. Assemblages of bivalve recruits at the end of the reproductive season	73
2. Growth performance and feeding status of juveniles	76
VII. Conclusion	78
VIII. Acknowledgements	78
 Chapitre 2 : Influence de la pêche à pied au râteau et de la mytiliculture sur bouchots sur le recrutement des bivalves	81
I. Résumé	83
II. Abstract	85
III. Introduction	86
IV. Material and methods	88
1. Study site	88
2. Bivalve hand-raking	89
3. 'Bouchot' mussel culture	90
4. Sampling design	90
5. Laboratory procedures	91
a. Meiofaunal recruits	91
b. Macrofaunal recruits	91
6. Data analysis	92
V. Results	92
1. Environmental data and general recruitment patterns	92

2. Bivalve hand-raking	95
3. 'Bouchot' mussel culture	98
VI. Discussion	100
1. General recruitment pattern	100
2. Bivalve hand-raking	102
3. 'Bouchot' mussel culture	103
VII. Conclusion	105
VIII. Acknowledgements	106
Chapitre 3 : Variabilité qualitative et quantitative de l'environnement trophique des recrues de bivalves	108
Contexte	110
<i>Partie 1 : Dynamique spatio-temporelle des particulaires pico- et nano-planctonique de la matière organique particulaire d'un écosystème côtier mégatidal de zone tempérée : l'archipel de Chausey</i>	119
I. Résumé	121
II. Abstract	122
III. Introduction	123
IV. Material and methods	125
1. Study site and sampling	125
2. Fatty acid extraction and analysis	127
3. Stable isotope analysis	127
4. Flow cytometry	128
5. Statistical analysis	128
V. Results	128
1. Environmental conditions	128
2. Fatty acids	129
a. Seasonal	129
b. Tidal cycle	131
3. Isotopes	132
4. Flow cytometry	133
5. Trophic linkages	136
6. Fatty acid biomarkers and picoeukaryotes	137
VI. Discussion	137
1. Spatial variability	137
2. Temporal variability	138
3. Nano- and Pico- POM and higher trophic levels	141
4. Potential Picoeukaryote biomarkers	142
VII. Conclusion	143
VIII. Acknowledgements	143
<i>Partie 2 : Dynamique biannuelle de la qualité et de la quantité de la ressource trophique pélagique, et comparaison avec le compartiment benthique</i>	145
I. Résumé	147
II. Matériel et méthodes	148
1. Site d'étude et stratégie d'échantillonnage	148
2. Analyses de la ressource trophique du suivi 2014	149
3. Analyse des données	150
III. Résultats	151
1. Cytométrie	151
2. Acides gras	155
a. Colonne d'eau	155
b. Sédiment	159

3. Isotopie stable	160
a. Colonne d'eau	160
b. Sédiment	161
4. Biomarqueur des picoeucaryotes planctoniques	161
IV. Discussion	162
1. Dynamique de la MOP en 2014	162
a. Colonne d'eau	162
b. Sédiment	165
2. Dynamique interannuelle de la ressource trophique pélagique	168
3. Nouveau biomarqueur du picoplancton eucaryote	169
V. Conclusion du chapitre	170
Chapitre 4 : Contrôle trophique du recrutement des bivalves en milieu naturel	173
I. Introduction	175
II. Matériel et méthodes	178
1. Sites d'étude et stratégie d'échantillonnage	178
2. Mesure des paramètres environnementaux	179
3. Echantillonnage des larves et post-larves de bivalves	180
a. Larves pélagiques	180
b. Post-larves benthiques	180
4. Analyse des données	182
III. Résultats	184
1. Conditions environnementales	184
2. Dynamique du recrutement naturel des bivalves de l'habitat des sables grossiers à <i>Glycymeris glycymeris</i>	187
a. Larves pélagiques	187
b. Post-larves benthiques	188
3. Relation entre la ressource trophique et le succès du recrutement naturel des bivalves de l'habitat des sables grossiers à <i>Glycymeris glycymeris</i>	192
a. Qualité de la ressource trophique et fixation des Mytilidae	192
b. Quantité de ressource trophique et recrutement à l'échelle saisonnière	195
IV. Discussion	196
1. Déclenchement de la fixation	197
a. Composante trophique pélagique	197
b. Composante trophique benthique	200
c. Déclencheur de fixation et paramètres environnementaux	202
2. Abondance et diversité interannuelle du recrutement	203
V. Conclusion	206
Conclusion générale et perspectives	209
I. Déclenchement de la fixation et succès du recrutement des bivalves	211
II. Pressions anthropiques	214
1. La pêche à pied récréative au râteau	214
2. La mytiliculture sur bouchots	214
III. Fonction de nurserie des habitats benthiques	215
IV. Mise en évidence des processus post-fixation	216
Références	219
Annexes	247

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1	Means \pm SE of biometric measures of <i>Ostrea edulis</i> juveniles from each benthic habitats: Length (L), Width (W), Thickness (T), shell (M_{shell}) and soft tissues (M_{tissues}) dry weight, Condition Index (CI) and daily Growth Rate (GR). Letters on column labels refer to benthic habitats: Subtidal coarse sands (SHS), <i>L. conchilega</i> beds (L), <i>Z. marina</i> beds (Z), Maerl beds (M), <i>C. fornicata</i> banks (C). Bold letters indicate significant differences ($p \leq 0.05$)
Tableau 2	Concentration (mg.g^{-1}) of fatty acids in digestive glands of <i>Ostrea edulis</i> juveniles after 2 months growth in five benthic habitats. Letters on column labels refer to benthic habitats: Subtidal coarse sands (SHS), <i>L. conchilega</i> beds (L), <i>Z. marina</i> beds (Z), Maerl beds (M), <i>C. fornicata</i> banks (C). Bold letters indicate significant differences ($p \leq 0.05$) for one FA between benthic habitats
Tableau 3	Relative contributions (%) of fatty acids in digestive glands of <i>Ostrea edulis</i> juveniles after 2 months growth in five benthic habitats. Letters on column labels refer to benthic habitats: Subtidal coarse sands (SHS), <i>L. conchilega</i> beds (L), <i>Z. marina</i> beds (Z), Maerl beds (M), <i>C. fornicata</i> banks (C); and Control refers to reared oysters after acclimation
Tableau 4	Results summary of 2013 sediment temperature and recruitment data acquired during both experiments (hand-raking and bouchot) in Chausey archipelago, for meiofaunic (< 1 mm) and macrofaunic (2 - 5 mm) bivalve recruits. For each sampling session, temperatures are means \pm SD (min-max) for 24h recording, and recruitment data are means \pm SE. * Except the species richness (number of total species), values were abundances (ind.m^{-2}) for recruitment data in both experimental areas (n =number of replicates). ** <i>Mytilidae</i> spp. do not include <i>Mytilus</i> spp. Taxa / species = meiofaunic / macrofaunic bivalve recruits
Tableau 5	Results of 2-ways ANOVAs testing the influence of both treatment and date on meiofaunic bivalve recruits (<1mm) parameters during 'hand-raking' and 'bouchot' experiments. Bold p-values indicate significant effect ($p \leq 0.05$)
Tableau 6	Results of t-Tests testing the influence of treatment on macrofaunal bivalve recruits (2-5 mm) parameters during 'hand-raking' and 'bouchot' experiments. Bold p-values indicate significant effect ($p \leq 0.05$)
Tableau 7	Liste des acides gras biomarqueurs
Tableau 8	Mean percentage (\pm SE, $n = 4$) of particulate organic matter (POM) fatty acids per sampling session at site B in 2013
Tableau 9	One-way ANOSIM of fatty acid relative percentages from sequential sampling sessions of POM in 2013. Results with p-values < 0.6 are in bold. $n = 4$ for each sampling session
Tableau 10	One-way ANOSIM of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ from sequential sampling sessions of POM in 2013. Results with p-values < 0.6 are in bold. $n = 4$ for each sampling session
Tableau 11	Correlations of potential FA biomarkers with picoeukaryotes for sites A, B, and C. Significant results in bold ($n = 36$)

Tableau 12	Récapitulatif de la stratégie d'échantillonnage de la ressource trophique pélagique (Pélago) et benthique (Benthos) adoptée lors des suivis 2013 et 2014. Chaque mois est composé de quatre périodes. Les dates d'échantillonnage où les échantillons sont traités sont grises
Tableau 13	Résumé des résultats des comparaisons de moyennes, réalisées entre les deux années de suivi 2013 et 2014, et entre chaque mois de ces deux années, sur les variables de la ressource trophique pélagique. Les astérisques (*) représentent les différences significatives entre deux moyennes ($p < 0,05$). <i>ns</i> : non-significatif
Tableau 14	Récapitulatif de la stratégie d'échantillonnage adoptée lors des suivis 2013 et 2014. Chaque mois est composé de quatre périodes. Les dates d'échantillonnage prévues sont en noires et les dates où les échantillons sont traités sont grises. AG = Analyse de la composition en acides gras ; CMF = Analyse par cytométrie en flux
Tableau 15	Résumé des modèles de régressions linéaires multiples expliquant la variation du taux de fixation des <i>Mytilidae</i> de l'année 2014 en fonction a. des abondances planctoniques obtenus par cytométrie en flux et b. de la qualité de la ressource trophique pélagique et benthique obtenus par l'analyse des compositions relatives en acides gras. Les variables présentées composent les modèles retenus par le critère d'information d'Akaike, celles en gras sont en dessous du seuil de significativité ($p < 0,10$)
Tableau 16	Récapitulatif des tests du coefficient de corrélation r de Pearson et du R^2 entre la somme des recrues totales des deux années de suivi en fonction des concentrations moyennes de familles d'acides gras et des abondances des différentes composantes de la communauté planctonique. Les variables en dessous du seuil de significativité sont en gras ($p < 0,05$)

LISTE DES FIGURES

- Figure 1 Schéma conceptuel d'un réseau trophique théorique
- Figure 2 Exemple de fonctions écosystémiques résultant des interactions entre les composantes d'un écosystème théorique (Strong et al., 2015)
- Figure 3 Relation schématique entre la diversité spécifique (ou génétique), des traits phénotypiques et les processus écosystémiques (adapté de Loreau et al., 2001)
- Figure 4 Schéma du modèle de cascade reliant les systèmes naturel et socio-économique (Liquete et al., 2013)
- Figure 5 Cadre de l'évaluation et de la validation des fonctions, biens et services écosystémiques (De Groot et al., 2002)
- Figure 6 Cycle de vie de la moule *Mytilus edulis* (Toupoint, 2012). F : fécondation ; M : Métamorphose
- Figure 7 Processus influençant le recrutement des invertébrés benthiques à cycle de vie bentho-pélagique (Pineda et al., 2009)
- Figure 8 Représentation de trois comportements de fixation des larves d'invertébrés benthiques : a. Dépôt passif ; b. Comportement de « balle de ping-pong » ; c. Comportement de dérive. (Adapté de André et al., 1993)
- Figure 9 Principaux secteurs de la Manche (d'après Holme, 1966 dans Trigui, 2009)
- Figure 10 Carte des principaux types de sédiment de la Manche (d'après Larssonneur et al., 1982 ; tirée de Trigui, 2009)
- Figure 11 Principaux sites conchylicoles de la Manche. Les pointillés rouges symbolisent les limites nord et ouest du golfe Normand-Breton. Données fournies par les Sections Régionales Conchylicoles (SRC) et des services des pêches des îles Anglo-Normandes pour l'année 2009 (adaptés de Trigui, 2009)
- Figure 12 Mosaïque photographique de l'archipel de Chausey. Mission DIREN/IGN FR 5539/100C 13.08.2002 16h30. Hauteur d'eau : +2.60m SHOM. Réalisation : Jérôme Fournier. Commanditaire : P. Talec (DIREN Basse-Normandie)
- Figure 13 **a.** *Glycymeris glycymeris* ; **b.** Herbiers à *Zostera marina* ; **c.** Tube de *Lanice conchilega* ; **d.** Fragments de Maërl
- Figure 14 Map of the Chausey Archipelago showing locations of sampling points for **a.** the recruitment assessment (square) and **b.** the in situ experiments (circle). Letters refer to benthic habitats: SHI: Intertidal coarse sands; SHS: Subtidal coarse sands; L: *L. conchilega* beds; Z: *Z. marina* beds; M: Maërl beds; C: *C. fornicata* banks
- Figure 15 Boxplots of **a.** total abundance of bivalve recruits, **b.** abundances of rare species and **c.** species richness as a function of benthic habitats studied. Letters refer to benthic habitats: Intertidal coarse sands (SHI), Subtidal coarse sands (SHS), *L. conchilega* beds

(L), *Z. marina* beds (Z), Maerl beds (M), *C. fornicata* banks (C). Bold letters indicate significant differences ($p \leq 0.05$) between benthic habitats

- Figure 16 n-MDS ordination plot of Bray-Curtis similarities for all sampling sites with superimposed symbols for benthic habitats: Intertidal coarse sands (SHI), Subtidal coarse sands (SHS), *L. conchilega* beds (L), *Z. marina* beds (Z), Maerl beds (M), *C. fornicata* banks (C). Grey and black symbols represent intertidal and subtidal benthic habitats, respectively
- Figure 17 Redundancy analysis (RDA) biplots of bivalve recruit abundances (plain line), in six benthic habitats, constrained to sedimentary textures variables (dotted line). Letters refer to benthic habitats: Intertidal coarse sands (SHI), Subtidal coarse sands (SHS), *L. conchilega* beds (L), *Z. marina* beds (Z), Maerl beds (M), *C. fornicata* banks (C). Grey and black symbols represent intertidal and subtidal benthic habitats, respectively. Percentage inertia: species data and between brackets: species environment relation
- Figure 18 n-MDS ordination plot of Bray-Curtis similarities based on FA compositions of *Ostrea edulis* digestive glands after two months growth in five benthic habitats: Subtidal coarse sands (SHS), *L. conchilega* beds (L), *Z. marina* beds (Z), Maerl beds (M), *Crepidula fornicata* banks (C); and Control refers reared oysters after acclimation. Grey and black symbols represent intertidal and subtidal benthic habitats, respectively
- Figure 19 **a.** Shellfish harvesting using the hand-raking method, and **b.** Mussel culture on 'bouchot', during low tide in the Chausey Archipelago, France
- Figure 20 Location and map of the Chausey Archipelago showing the tidal zone, the protected reserve and shellfish farming concessions. Study areas are detailed below showing the sampling stations localization for both 'hand-raking' and 'bouchot' experiments
- Figure 21 'Hand-raking' experiment. Mean densities (\pm SE) of meiofaunal bivalve recruits as a function of treatment for a. total abundances ($n = 12$) and b. rare species ($n = 3$), and as a function of date ($n = 6$) for c. total abundances, d. *Abra tenuis*, and e. *Loripes lucinalis*. Letters indicate significant differences ($p \leq 0.05$)
- Figure 22 'Bouchot' experiment. Mean densities (\pm SE) of meiofaunal bivalve recruits as a function of treatment ($n = 16$) for a. *Loripes lucinalis* and b. *Lucinoma borealis*, and as a function of date ($n = 8$) for c. the number of species and d. Veneridae sp1. Letters indicate significant differences ($p \leq 0.05$)
- Figure 23 Concentration mensuelle moyenne (mg m^{-3}) de la chlorophylle *a* de surface de janvier 2013 à décembre 2014 des côtes européennes. Carte générée à partir des données de la NASA (National Aeronautics and Space Administration) - GIOVANNI Ocean Colour Radiometry online visualization and analysis (http://gdata1.sci.gsfc.nasa.gov/daac-bin/G3/gui.cgi?instance_id=ocean_model)
- Figure 24 Cytogrammes d'un mélange de huit souches d'eucaryotes photosynthétiques et de deux souches de cyanobactéries de culture, analysées par cytométrie en flux, en utilisant la fluorescence naturelle de la phycoérythrine (orange) et de la chlorophylle (rouge). Extrait de Marie et al., 2005
- Figure 25 Voies de biosynthèse des acides gras essentiels dans les algues marines. Extrait de Toupont (2012) et adapté de Dalsgaard et al. (2003) et références associées. LA: acide

linoléique ; LNA : acide α -linoléique ; AA : acide arachidonique ; EPA : acide eicosapentaénoïque ; DHA : acide docosahexaénoïque

- Figure 26 Map of the Chausey Archipelago, located in the Normond-Breton Gulf of France. Circles represent the seasonal 2013 sites (A, B, and C) and triangles the 2014 tidal cycle site. (Mosaïque, modified from Godet et al., 2008)
- Figure 27 Carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and Nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) isotope signatures from 2013 nano- and pico-size POM sampling from sites A, B and C. Asterisks (*) signify significant differences between sites of the same sampling event
- Figure 28 Flow Cytometry results (mean \pm SE cells ml^{-1}) and surface water temperature ($^{\circ}\text{C}$) for 2013 sampling of sites A, B, and C. Asterisks (*) represent a significant difference between sequential sampling sessions
- Figure 29 Carbon and Nitrogen isotopic signatures from 2014 sampling of POM and *Venus verrucosa* digestive gland and muscle tissue. Enrichment factors of 2.23 (N) and 0.19 (C) for digestive glands and 2.9 (N) and 1.3 (C) for muscle tissue were used to predict bivalve food source (McClutchan et al., 2003; Cabanellas-Reboredo et al., 2009)
- Figure 30 Localisation des zones d'échantillonnages de la ressource tropique pélagique (bleu) et benthique (rouge) du suivi de l'année 2014. Adapté de Godet (2008)
- Figure 31 Densité (cellules l^{-1} ; moyenne \pm SE) du pico- ($< 2 \mu\text{m}$) et nanoplancton ($< 20 \mu\text{m}$) lors du suivi 2014 **a.** Eucaryotes **b.** Cyanobactéries **c.** Bactéries hétérotrophes. HNA = High Nucleic Acids content ; LNA = Low Nucleic Acids content
- Figure 32 Dynamique de la concentration moyenne ($\mu\text{g g}^{-1}_{\text{MES}} \pm \text{SE}$) en **a.** acides gras totaux, SFA et BFA, **b.** MUFA, PUFA et EPA et **c.** 20:5 ω 3, 18:3 ω 3 et 22:6 ω 3, dans la colonne d'eau lors du suivi 2014. Les astérisques (*) symbolisent une différence significative avec la date précédente ($p < 0,05$). FA : Acides gras ; SFA : acides gras saturés ; MUFA : acides gras monoinsaturés ; PUFA : Acides gras polyinsaturés ; BFA : Acides gras branchés ; EPA : Acides gras essentiels
- Figure 33 Dynamique de l'abondance relative moyenne ($\% \pm \text{SE}$) en SFA, BFA, MUFA et PUFA dans **a.** la colonne d'eau et **b.** le sédiment, lors du suivi 2014. Les astérisques (*) symbolisent une différence significative avec la date précédente ($p < 0,05$). SFA : acides gras saturés ; BFA : Acides gras branchés ; MUFA : acides gras monoinsaturés ; PUFA : Acides gras polyinsaturés
- Figure 34 Dynamique de l'abondance relative moyenne ($\% \pm \text{SE}$) en 18:3 ω 3, 20:5 ω 3, 22:6 ω 3 et EPA dans **a.** la colonne d'eau et **b.** le sédiment, lors du suivi 2014. Les astérisques (*) symbolisent une différence significative avec la date précédente ($p < 0,05$). EPA : Acides gras essentiels
- Figure 35 Dynamique de l'abondance relative moyenne ($\% \pm \text{SE}$) en 18:1 ω 7/18:1 ω 9, DHA/EPA et (16:4 ω 3+18:3 ω 3)/ ω 3 dans **a.** la colonne d'eau et **b.** le sédiment, lors du suivi 2014. Les astérisques (*) symbolisent une différence significative avec la date précédente ($p < 0,05$). DHA : acide docosahexaénoïque (22:6 ω 3) ; EPA : acides eicosapentaénoïques (20:5 ω 3)

- Figure 36 Dynamique de la concentration moyenne ($\mu\text{g g}^{-1}_{\text{sédiment}} \pm \text{SE}$) en **a.** acides gras totaux, SFA et BFA **b.** MUFA, PUFA et EFA et **c.** 20:5 ω 3, 18:3 ω 3 et 22:6 ω 3, dans le sédiment lors du suivi 2014. Les astérisques (*) symbolisent une différence significative avec la date précédente ($p < 0,05$). FA : Acides gras ; SFA : acides gras saturés ; MUFA : acides gras monoinsaturés ; PUFA : Acides gras polyinsaturés ; BFA : Acides gras branchés ; EFA : Acides gras essentiels
- Figure 37 Dynamique de la valeur moyenne ($\% \pm \text{SE}$) du **a.** $\delta^{13}\text{C}$ et **b.** $\delta^{15}\text{N}$ dans la colonne d'eau (plein) et le sédiment (pointillés) lors du suivi 2014. Les astérisques (*) symbolisent une différence significative avec la date précédente ($p < 0,05$). MOP : Matière organique particulaire
- Figure 38 Dynamique de la densité moyenne (cellules $\text{l}^{-1} \pm \text{SE}$) de picoeucaryotes (bleu) et du rapport (16 4 ω 3+18:3 ω 3)/ ω 3 (vert) lors du suivi 2014
- Figure 39 Schéma récapitulatif de la dynamique des efflorescences microalgales planctoniques (entre 0,7 et 20 μm) et benthiques, et des bactéries hétérotrophes de mai à octobre 2014 à Chausey
- Figure 40 **a.** Localisation de l'habitat des sédiments grossiers à *Glycymeris glycymeris* (rouge) de l'archipel des îles Chausey, **b.** Localisation des sites d'échantillonnages du suivi de l'année 2013, **c.** Localisation des zones d'échantillonnages du suivi de l'année 2014. Adapté de Godet (2008)
- Figure 41 Evolution de **a.** la température moyenne ($\pm \text{SE}$) de l'eau de surface ($^{\circ}\text{C}$), **b.** la température moyenne journalière ($\pm \text{SE}$) du sédiment de surface ($^{\circ}\text{C}$), **c.** la concentration moyenne ($\pm \text{SE}$) de la matière organique particulaire (mg.l^{-1}), au cours des suivis des années 2013 (bleu) et 2014 (rouge)
- Figure 42 Evolution de la moyenne journalière ($\pm \text{SE}$) de **a.** la température de l'eau proche du fond ($^{\circ}\text{C}$), **b.** la salinité (PSU), **c.** la turbidité (NTU), **d.** la concentration en chlorophylle ($\mu\text{g l}^{-1}$) et **e.** la hauteur d'eau (m), sur le site d'étude de l'année 2014
- Figure 43 Densité (ind l^{-1} ; moyenne $\pm \text{SE}$) des larves **a.** Véligères totales, **b.** D-véligères, **c.** Umbo-véligères, **d.** Pédi-véligères dans la colonne d'eau et **e.** Densité (ind m^{-2} ; moyenne $\pm \text{SE}$) des recrues totales de bivalves sur le sédiment, de mai à septembre 2014. Les * symbolisent une différence significative avec la date précédente ($p < 0,05$)
- Figure 44 Densité des recrues totales de bivalves (ind m^{-2} ; moyenne $\pm \text{SE}$) sur l'habitat des sables grossiers à *Glycymeris glycymeris* de mai à septembre 2013 (bleu) et 2014 (rouge)
- Figure 45 Densité (ind m^{-2}) moyenne ($\pm \text{SE}$; pointillés) et taux de fixation ($\text{ind.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$) moyen ($\pm \text{SE}$; plein) des recrues de la famille des *Mytilidae* sur l'habitat des sables grossiers à *Glycymeris glycymeris* de mai à septembre **a.** 2013 et **b.** 2014
- Figure 46 Densité (ind m^{-2}) moyenne ($\pm \text{SE}$) des recrues des taxa dominants de bivalves sur l'habitat des sables grossiers à *Glycymeris glycymeris* de mai à septembre 2013 **a.** *Mytilidae* sp01, **b.** Unknown sp01, **c.** *Nucula* sp01, **d.** *Abra tenuis*, **d.** *Mytilus edulis*

- Figure 47 Densité (ind m⁻²) moyenne (\pm SE) des recrues des taxa dominants de bivalves sur l'habitat des sables grossiers à *Glycymeris glycymeris* de mai à septembre 2014 **a.** *Mytilidae* sp1, **b.** *Mactridae* sp1, **c.** *Nucula* sp1, **d.** *Loripes lucinalis*, **e.** *Abra tenuis*, **f.** *Mytilus edulis*
- Figure 48 Evolution des rapports et concentrations d'acides gras, retenus dans le modèle complet, **a.** de la MOP, **b.** du sédiment et **c.** de deux variables non retenus dans le modèle complet. Les lignes pleines et pointillées représentent, respectivement, les variables corrélées positivement et négativement au taux de fixation des *Mytilidae*. Les bandes grises représentent les deux périodes d'augmentation du taux de corrélation des *Mytilidae*
- Figure 49 Biplot de l'analyse de redondance (ARD) effectué sur les variables trophiques issues des modèles de régressions linéaires multiples (noir), contraintes par les variables environnementales (bleu) acquises lors du suivi de l'année 2014. Pourcentage d'inertie : variables trophiques non-contraintes (variables trophiques contraintes aux variables environnementales). SED = Sédiment ; MOP = Matière Organique Particulaire ; LNA = Bactéries Low Nucleotid Acid content ; MUFA = Mono-Unsaturated Fatty Acid ; MES = Matière En Suspension ; T_{fond} = Température de l'eau du fond ; T_{surf} = Température de l'eau de surface ; T_{sed} : Température du sédiment de surface
- Figure 50 Evolution de la température de l'air (écart à la normale ; °C) et des précipitations (rapport à la normale ; %) lors des hivers de 1959 à 2014 en France. Tirée de MétéoFrance (2015). L'année 2014 est en rose.
- Figure 51 Schéma conceptuel représentant les facteurs trophiques identifiés dans cette étude influençant le déclenchement de la fixation/métamorphose des *Mytilidae*. L'augmentation des proportions relatives, dans la colonne d'eau ou le sédiment, des MUFA et prymnesiophytes inhibe le taux de fixation des *Mytilidae*. L'augmentation des concentrations de pico-phytoplancton et de bactéries hétérotrophes dans la colonne d'eau, des proportions relatives de dinoflagellés benthiques et de la valeur du PST ratio stimule le taux de fixation des *Mytilidae*. PST : Picoeucaryotic Settlement Trigger ; MUFA : Somme des acides gras mono-insaturés.

Introduction générale

I. ÉCOSYSTÈMES

1. Concepts et définitions

L'écologie a pour but de définir des théories générales sur la relation entre les communautés d'organismes et les fonctions émergentes d'un écosystème donné. Tansley (1935) utilisa le terme « écosystème » pour la première fois en 1935 afin de conceptualiser l'unité de base de la nature d'un point de vue écologiste comme un ensemble intégré de composantes biotiques et physiques d'un environnement. Ce concept est la représentation du lien fondamental entre les communautés d'organismes (biome) et les conditions abiotiques formant l'environnement de ces communautés (biotope). La définition d'écosystème fut reprise par Odum (1953) comme « une unité naturelle qui inclut des parties vivantes et non-vivantes interagissant pour produire un système stable dans lequel les échanges de matière entre ces parties suivent des trajectoires circulaires », puis elle fut généralisée par Frontier et Pichod-Viale (1993) comme un « système d'interactions complexes des espèces entre elles et entre celles-ci et le milieu » (Figure 1).

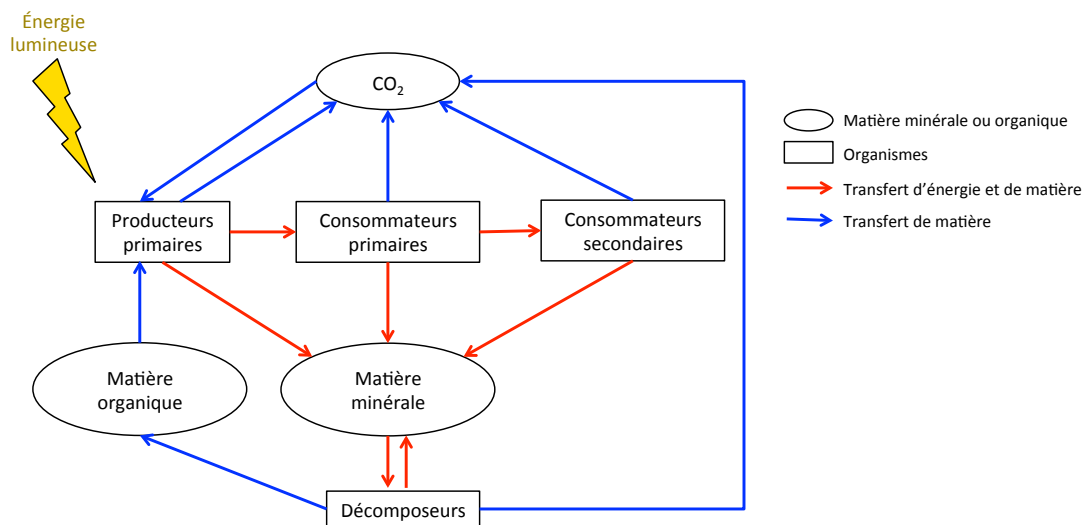


Figure 1 Schéma conceptuel d'un réseau trophique théorique

Ainsi, ce concept est un paradigme qui est nécessaire en écologie puisqu'il reflète uniquement des systèmes établis *a priori* permettant aux humains d'étudier leur complexité à une échelle qui leur est accessible (O'Neil, 2001). En d'autres mots, s'il n'est pas permis aux humains d'avoir une vision exhaustive du système global qu'est la nature, alors il devient indispensable de définir des sous-systèmes naturels (écosystèmes) pour accéder à une vision holistique de leur complexité et ainsi prétendre les comprendre.

La définition d'écosystème n'inclut, *a priori*, aucune limite spatiale au système naturel étudié, ainsi, un écosystème peut aussi bien faire référence à une planète qu'à un tube digestif ou à des étendues d'eau de tailles différentes (e.g. mers, flaques). Les écosystèmes marins représentent 71% de la surface de la Terre et sont composés par un complexe de plusieurs sous-unités hiérarchisées nommées « habitats ». Le sens écologique du terme habitat fut défini par Begon et al. (1996) comme « le lieu où un organisme ou groupe d'organismes vivent », mais de manière courante, un habitat est une zone spatialement définie où les environnements physique, chimique et biologique se distinguent significativement de l'environnement avoisinant (Kostylev et al., 2001). Cette définition usuelle implique donc la délimitation de frontières spatiales à l'intérieur desquelles des facteurs physicochimiques coïncident avec les préférendums environnementaux d'un organisme ou groupe d'organismes partageant cet habitat. Les habitats marins sont majoritairement associés au domaine benthique, mais peuvent aussi faire référence à la colonne d'eau et à la banquise, et sont principalement caractérisés par un type de substrat qui conditionne en grande partie la présence d'assemblages spécifiques (Bloom et al., 1972; Sanders, 1958). A titre d'exemple, sur les côtes européennes, l'écosystème de la zone intertidale est composé de plusieurs habitats tels, selon la classification EUNIS (European Union Nature Information System), les « sédiments hétérogènes envasés intertidaux à *Hediste diversicolor* et *Scrobicularia plana* » ou encore les « vases intertidales marines avec macroalgues opportunistes pérennes en place » (Davis et al., 1994). Par ailleurs, les notions d'habitats et d'écosystèmes sont concomitantes à celle d'« écotone ». *Stricto sensu* un écotone est une zone environnementale soumise à des contraintes stochastiques (Livingston, 1903), mais ce terme est communément employé pour décrire une zone de transition présentant un mélange des caractéristiques faunistiques et floristiques des deux entités écologiques relativement homogènes qu'elle sépare (Allen & Starr, 1992). Les écotones sont des entités dynamiques spatialement indépendantes car ils s'appliquent sur une large gamme d'échelles spatiales en fonction des entités dont ils sont frontières. Ainsi, la zone intertidale peut être considérée comme un écotone, c'est-à-dire la zone de transition entre les milieux strictement marins et terrestres (Godet, 2008).

L'étude des écosystèmes consiste à analyser leur structure et leur fonctionnement. La structure symbolise les différentes composantes de l'écosystème (Figure 1) qui, selon l'échelle d'observation, rendent compte de plusieurs échelles d'intégrations (Giller et al., 2004), par exemple d'un rang taxonomique particulier (e.g. les mollusques) ou d'un groupe fonctionnel (e.g. les consommateurs secondaires). De ce fait, la structure de l'écosystème est envisagée au travers de nombreux paramètres : composition spécifique, régularité, diversité, biomasse, niveaux trophiques et espèces indicatrices (Diaz, 1992).

Les composantes de l'écosystème sont reliées entre elles par des processus (flèches ; Figure 1), tels les flux de matière et d'énergie (e.g. réseau trophique ; Figure 1), des interactions entre des paramètres environnementaux et un groupe d'organismes (e.g. irradiance et producteurs primaires) ou tous types de relations biotiques (e.g. compétition, prédation, mutualisme ; Schmitz et al., 2008). Le fonctionnement de l'écosystème symbolise l'intensité des processus qui relient les composantes entre elles et avec leur milieu physico-chimique (Strong et al., 2015 ; Figure 2).

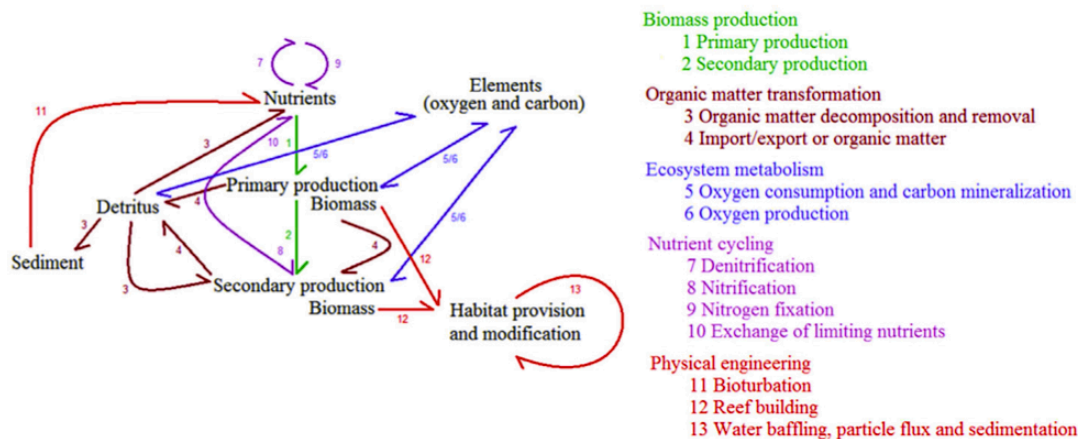


Figure 2 Exemple de fonctions écosystémiques résultant des interactions entre les composantes d'un écosystème théorique (Strong et al., 2015)

La structure des écosystèmes contrôle l'expression de processus dont l'intensité détermine par rétroaction la composition de la biocénose (Figure 3). Depuis les deux dernières décennies, la question de savoir si une modification de la diversité spécifique transforme le fonctionnement des écosystèmes demeure centrale dans le domaine de l'écologie. En effet, l'une des conséquences de la diminution de la richesse spécifique peut être l'altération ou la perte de certains processus de l'écosystème. De ce lien fort entre structure et fonctionnement résultent tous les différents concepts qui relient la biodiversité et la stabilité des écosystèmes (Hooper et al., 2015 ; Karlson & Hurd, 1993 ; Loreau et al., 2001 ; Strong et al., 2015). A cet égard, une hypothèse majeure en écologie fut développée suite aux travaux de Grime (1973) et Connell (1978), expliquant comment les perturbations environnementales affectent la diversité des espèces : l'hypothèse de la perturbation intermédiaire (*'Intermediate Disturbance Hypothesis'* ; IDH). Cette hypothèse établit que la diversité, spécifique et fonctionnelle (Weithoff et al., 2001), est la plus forte lorsque s'appliquent des perturbations d'intensité ou de fréquence intermédiaire. Au regard de cette hypothèse, les perturbations d'origine anthropique sont d'autant plus importantes qu'elles sont susceptibles d'impacter négativement ou positivement les fonctions écosystémiques.

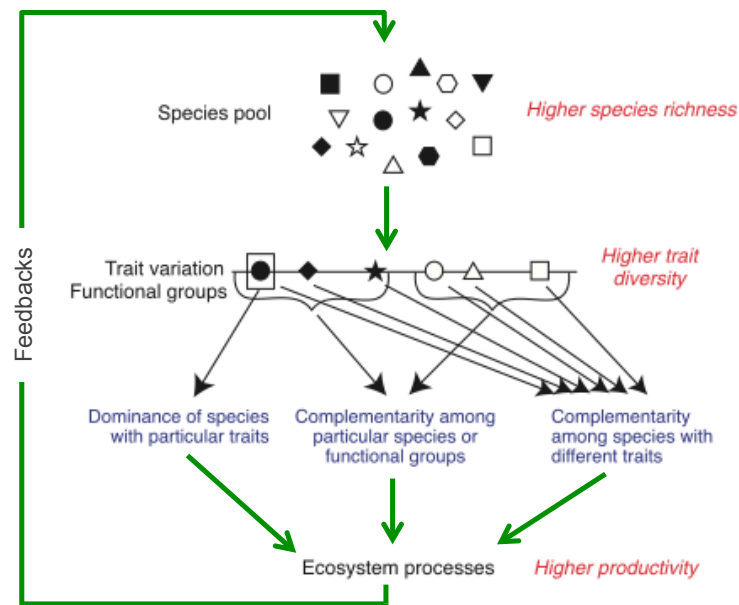


Figure 3 Relation schématique entre la diversité spécifique (ou génétique), des traits phénotypiques et les processus écosystémiques (adapté de Loreau et al., 2001)

2. Fonctions écosystémiques

De la structure et des processus caractérisant les écosystèmes, émergent de multiples fonctions à chaque niveau d'intégration, c'est-à-dire aussi bien à l'échelle de l'individu que de l'habitat (Bremner et al., 2003). La définition de la « fonction », du point de vue écologique, est souvent très large, incluant les termes de « propriété », « fonctionnalité », « processus », « interaction » ou encore « rôle » (Covich et al., 2004 ; De Groot et al., 2002 ; Giller et al., 2004 ; Hooper et al., 2005 ; Jax, 2005 ; Strong et al., 2015). Cependant, à quoi réfère une fonction ? Jax (2005) propose quatre notions permettant de définir la totalité de ce terme. D'après lui, le terme fonction réfère à :

- un processus existant entre deux objets (biotique et/ou abiotique), c'est-à-dire la description de la relation de cause à effet sous-jacente à ce processus. *Exemple : la filtration des microalgues par les bivalves ;*
- un système complet dont font partie les organismes, incluant des processus qui les relient entre eux et dont la somme mène à la réalisation d'une fonction. *Exemple : la boucle microbienne minéralise de la matière organique ;*
- un rôle que peut assumer un organisme ou groupe d'organismes, qui passe alors de simple pièce du système à celui d'acteur. *Exemple : la diatomée est un producteur primaire au même*

titre que les autres organismes autotrophes. Cette notion est notamment la base du concept de types fonctionnels et groupes écologiques (Wilson, 1999) ;

- un « service » particulier, c'est à dire une fonction représentant une utilité relative aux êtres humains. *Exemple* : Une fonction des écosystèmes marins est de produire de l'oxygène et de la nourriture (pour les humains).

Cette dernière notion est la base du concept des « biens et services écosystémiques » et c'est de cette manière que sera envisagé le terme de fonction dans la suite de ce manuscrit car cette notion implique tous les niveaux d'intégrations d'un écosystème. Ainsi, la définition du terme fonction est « la capacité des processus et composantes naturels à fournir des biens et services pour satisfaire, directement ou indirectement, les besoins des humains » (Figure 4 ; De Groot et al., 1992 ; Liqueste et al., 2013).

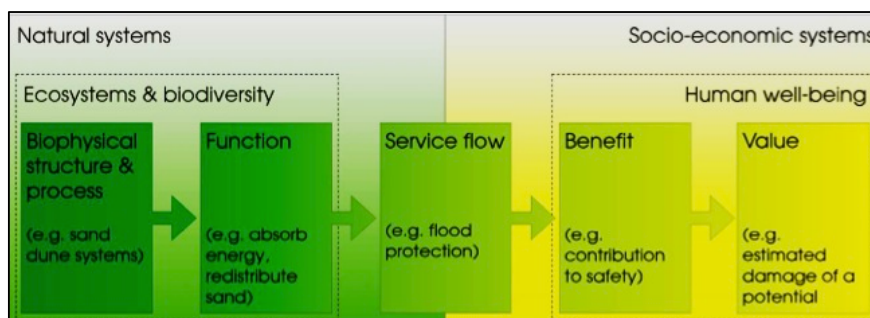


Figure 4 Schéma du modèle de cascade reliant les systèmes naturel et socio-économique (Liquete et al., 2013)

Daily (1997) est le premier à utiliser le terme de services écosystémiques et le définit comme « les conditions et processus à travers lesquels les écosystèmes naturels, et les espèces qui les composent, subviennent et satisfont la vie humaine ». Les biens sont alors les produits directement commercialisables issus des systèmes naturels, tels que la nourriture ou les matériaux de construction (De Groot et al., 2002 ; Galparsoro et al., 2014 ; Jax, 2005 ; Liqueste et al., 2015). Ainsi, le concept de biens et services permet d'attribuer une valeur écologique, socio-culturelle et économique aux écosystèmes (De Groot et al., 2002 ; Laurila-Pant et al., 2015), qui est une base solide pour les décisions de conservation et de protection des espaces naturels (Figure 5 ; Austin, 2002 ; De Groot et al., 2002 ; Liqueste et al., 2013).

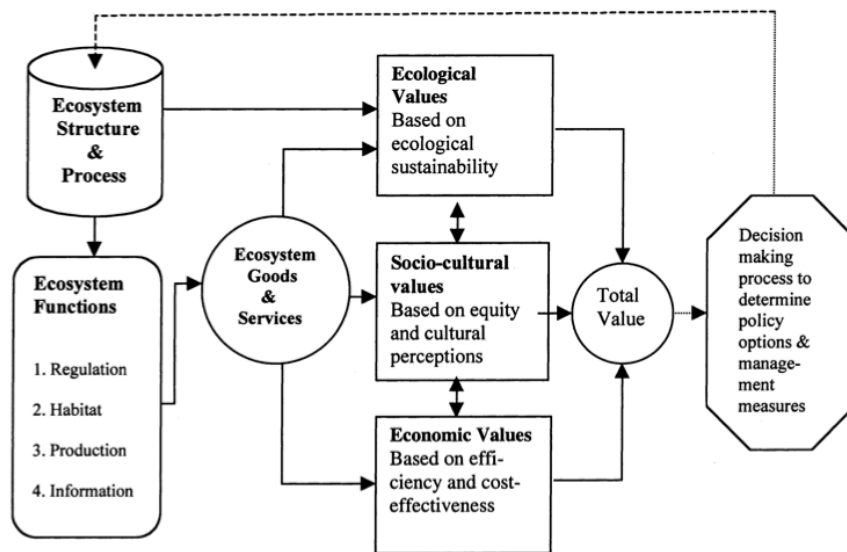


Figure 5 Cadre de l'évaluation et de la validation des fonctions, biens et services écosystémiques (De Groot et al., 2002)

Même si les avis divergent selon les travaux de la littérature, un large consensus classe les fonctions d'un écosystème, selon les biens et services qui leur sont attribués, en quatre principaux groupes (De Groot et al., 2000) :

- Les fonctions de **régulation**, qui maintiennent et régulent les processus écologiques essentiels, nécessaires au support de la vie des écosystèmes. *Exemple* : La régulation des nutriments, réalisé par des organismes qui les recyclent, qui assurent la productivité de écosystèmes (service) ;
- Les fonctions de **production**, qui concernent l'approvisionnement en ressources naturelles. *Exemple* : La production de matière première, réalisée par des producteurs primaires, utilisée pour la consommation humaine ;
- Les fonctions d'**information**, qui réfèrent à toutes valeurs culturelles, sociales et esthétiques, et aux développements cognitifs procurés par un écosystème. *Exemple* : L'inspiration artistique déclenchée par un paysage (notion d'aménité environnementale) ;
- Les fonctions d'**habitat**, qui fournissent un espace adapté pour la vie et la reproduction d'organismes marins. Plusieurs sous-fonctions sont déterminées : zone de nurserie, de reproduction, de refuge, d'alimentation, de frai (De Groot et al., 2002 ; Salomidi et al., 2012 ; Seitz et al., 2013). *Exemple* : Les estuaires du golfe de Gascogne sont des zone de nurserie de pour les poissons plats (Nicolas et al., 2007).

Les fonctions de régulation et d'habitat sont essentielles pour le maintien des composantes d'un écosystème et des processus qui les relient, elles sont donc primordiales pour la mise en place des fonctions de production et d'information (De Groot et al., 2002). La fonction d'habitat peut être résumée à l'apport par une zone de conditions environnementales idéales pour la reproduction et la croissance des jeunes stades d'organismes marins, ce qui sous-entend une disponibilité suffisante de nourriture et des refuges pour les juvéniles (Salomidi et al., 2012).

A la fin du 20^{ème} siècle, les fonctions liées aux écosystèmes marins benthiques étaient principalement appréhendées pour la régulation et la production. En effet, à l'instar des recherches menées en milieu terrestre (i.e. Bardgett & van der Putten 2014), l'analyse des fonctions de habitats benthiques concernait celle des flux de matière et d'énergie, incluant leur rôle dans les cycles biogéochimiques, ceux de reminéralisation des nutriments, ou leur capacité de séquestration du carbone et des contaminants (Borges et al., 2005 ; Loreau et al., 2001 ; McKindsey et al., 2011 ; Snelgrove, 1999 ; Strong et al., 2015 ; Thrush & Dayton 2002). La fonction de production des habitats benthiques a surtout été étudiée pour l'apport de nourriture, et plus particulièrement associée aux pêcheries (Galparsoro et al., 2014 ; Stephenson et al., 2015).

Etonnamment, les fonctions de zone de reproduction et de nurserie des habitats benthiques n'ont pas fait l'objet de recherches poussées alors qu'elles sont essentielles au renouvellement des populations dominantes qui assurent la structure et le fonctionnement des écosystèmes et en conséquence des biens et services écosystémiques.

Les assemblages macrobenthiques constituent une composante majeure du compartiment benthique de par leur richesse, leur abondance et de leurs rôles essentiels au bon fonctionnement des écosystèmes (e.g. bioturbation, échelon trophique intermédiaire). La macrofaune benthique est dominé par les invertébrés principalement composés de crustacés, annélides polychètes et mollusques bivalves dans les zones côtières des milieux tempérés. La majorité de ces invertébrés ont une durée de vie de plusieurs années et leur relative sédentarité leur confère un intérêt particulier pour l'analyse du renouvellement des populations, qui est le moteur essentiel à la fonction de nurserie des habitats benthiques.

II. LE RECRUTEMENT DES INVERTÉBRÉS BENTHIQUES

1. Définition

En milieu tempéré, plus de 70% des espèces d'invertébrés marins benthiques possèdent un cycle de vie complexe, benthopélagique, caractérisé par une phase de vie larvaire plus ou moins longue (Thorson, 1950). Ce cycle inclue trois phases : 1) la vie larvaire pélagique qui fait suite à la fécondation des gamètes, 2) la fixation et la métamorphose de larves à partir de la colonne d'eau jusqu'au sédiment et 3) la croissance des post-larves et juvéniles nouvellement formés jusqu'au stade d'adultes matures (Figure 6). Le cycle de vie benthopélagique s'oppose aux cycles de vie holoplanctonique et holobenthique, pour lesquels la totalité de la vie de l'organisme se déroule dans la colonne d'eau et sur le fond, respectivement.

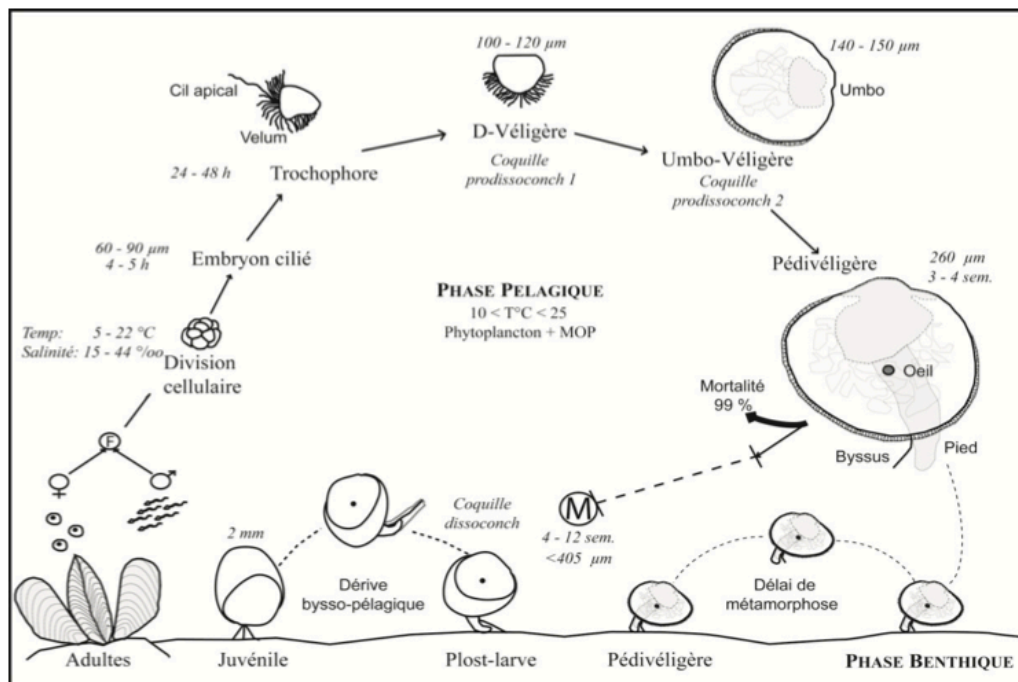


Figure 6 Cycle de vie de la moule *Mytilus edulis* (Toupoint, 2012). F : fécondation ; M : Métamorphose

La fécondation des gamètes est la plupart du temps externe mais peut être interne dans certains cas, comme chez l'huître plate (Cranfield & Allen, 1977). Dans le premier cas, un nuage larvaire est créé et sa dispersion permet la colonisation de nouveaux milieux, à plus ou moins grande échelle en fonction des espèces. Cette phase de développement larvaire est définie par Thorson (1950) comme étant la phase critique du cycle de vie des invertébrés benthiques et stipule que la variabilité spatio-

temporelle des populations adultes est fortement reliée au bon déroulement (*e.g.* mortalité, disponibilité en ressources) de la vie pélagique.

En fonction des espèces et des contraintes environnementales, telle la température, deux types de larves planctoniques sont produits (Todd & Doyle, 1981) :

- les larves lécithotrophes possèdent des réserves nutritives, principalement lipidiques, qui leur confèrent une indépendance trophique vis-à-vis du plancton ;
- les larves planctotrophes possèdent très peu de réserves nutritives et doivent se nourrir dans la colonne d'eau *via* des organes spécifiques tel que le vélum (couronne cilié ; Thorson, 1950).

Ces deux types de développement larvaire présentent chacun des avantages et des inconvénients liés aux couts énergétiques de leur production, à la capacité de dispersion et, globalement, à leur efficacité en terme de renouvellement des populations. Cependant, 70% des larves dans les mers sont planctotrophes et 95% d'entre elles ont une longue phase de vie pélagique (Thorson, 1950). Ces résultats montrent donc que ce mode de dispersion est prédominant chez les invertébrés marins et que les avantages associés sont supérieurs à un développement de larves aplanctoniques (Pechenik, 1999). Néanmoins, Lucas et al., (1986) ont montré qu'au cours du développement larvaire de *M. edulis*, les larves utilisaient leurs réserves énergétiques (endotrophie) lors des deux premiers jours post-fécondation, puis elles s'alimentaient progressivement de plancton (mixotrophie), avant de devenir des planctotrophes strictes (exotrophie) à partir du huitième jours post-fécondation.

Au cours de sa vie pélagique, la larve se développe en plusieurs étapes jusqu'à atteindre un dernier stade où la larve devient « compétente ». La « compétence » est définie comme la capacité d'un individu à initier la fixation et compléter les transformations morphogéniques liées à la métamorphose (Bishop, 2006 ; Carriker, 1961 ; Day & McEdwards, 1984). Son acquisition s'accompagne de changements morphologiques et comportementaux aboutissant à la prospection d'un habitat favorable en vue de sa fixation/métamorphose.

Chez les lophotrochozoaires, comme les bivalves, la larve obtenue après la fécondation est appelée « trochophore ». Elle se caractérise par un cil apical et une membrane ciliée l'entourant en son centre, lui permettant de nager. Rapidement, la larve trochophore devient une larve « véligère » suite à l'apparition de deux lobes ciliés en position apicale, le vélum. Elle est dotée d'une première coquille, la « prodissochonque I », et d'un système digestif fonctionnel lui permettant de se nourrir dans la colonne d'eau. Le premier stade véligère est nommé « D-véligère » en raison de sa forme caractéristique (Gosseling, 2002). Par la suite, un second type de coquille se forme, la « prodissochonque II », caractérisé par des stries de croissance. Lorsque la coquille se bombe au niveau de la charnière, la larve est appelée « umbo-véligère » (Bayne, 1976). Des changements d'ordre physiologiques apparaissent tout au long du développement larvaire (Bassim et al., 2014 ; 2015). Ensuite, la larve connaît une croissance rapide de sa coquille accompagnée de changements

morphologiques importants : l'apparition de cellules pigmentées photosensibles ('eyespot') et d'un pied cilié extensible (Pechenik et al., 1990 ; Gosseling, 2002). La larve est alors devenue une « pédivéligère », qui est le stade compétent pour se fixer, se métamorphoser et initier le passage à la vie benthique.

La métamorphose animale est un ensemble de processus biologiques difficile à définir. De manière globale, la métamorphose est la transformation d'un organisme d'un état à un autre, mais les caractéristiques de cette transformation sont largement discutées dans la communauté scientifique. Dans une revue, Bishop et al. (2006) discutent des différentes façons de concevoir ce processus ; certains parlent d'une transition faite de plusieurs étapes successives irréversibles vers une organisation finale de l'organisme, d'autres d'un passage d'un stade de reproduction végétative vers une reproduction sexuelle ; ou encore d'autres considèrent que tous les remodelages anatomiques entre deux phases du cycle de vie peuvent être considérés comme une métamorphose. Ainsi, la définition de métamorphose utilisée dans cette étude est la passage d'une larve à une post-larve par un ensemble de modifications morphologiques, anatomiques, physiologiques et comportementales qui concordent avec un mode de vie benthique (Bishop et al., 2006 ; Bayne, 1964 ; Erlandsson et al., 2008). Par exemple, chez les bivalves, et plus particulièrement la moule (*Mytilus edulis*), la métamorphose entraîne la perte du vélum, la formation des palpes labiaux et la réorganisation des organes de la cavité du manteau. Un nouveau type de coquille apparaît, la « dissoconque », qui se différencie des précédentes par sa composition minéralogique (Bayne, 1965).

Au cours de ce manuscrit de thèse, je qualifierai le recrutement, terme difficile à définir car ne correspondant pas à un événement biologique précis, **de passage de la vie pélagique à la vie benthique**. Le recrutement prend en compte tous les mécanismes de colonisation du substrat par les premiers stades de vie (larves et post-larves). Les mécanismes impliqués dans le déterminisme du recrutement d'espèces benthopélagiques influencent : 1) l'apport larvaire, 2) la fixation des larves compétentes et 3) le déplacement et la mortalité des larves compétentes et des juvéniles fixés (Bertness & Gaines, 1992, Hunt & Scheibling, 1997). Le recrutement inclut donc le premier contact de la larve avec le substrat, les différents phénomènes de retour dans la colonne d'eau, la fixation définitive de l'organisme sur le fond, et sa vie benthique stricte.

Le succès du recrutement est déterminé par de nombreux facteurs agissant à toutes les étapes de la vie d'un organisme. Il est donc compliqué de donner une échelle temporelle au recrutement, c'est pour cela que la définition synthétique communément utilisée est le nombre d'individus présents à un temps t de la vie benthique. Le recrutement est une phase critique dans le processus de renouvellement des populations d'invertébrés marins. Pedersen et al. (2008) estiment qu'il y a une perte de plus de 85 et 71% d'abondance entre le nombre de larves et de post-larves et entre le

nombre de post-larves et d'adultes, respectivement. Finalement le pourcentage de perte au cours de l'ontogénie des invertébrés marins (entre les larves et les adultes) est de plus de 97%.

Ainsi, Le renouvellement des populations d'invertébrés marins benthiques est principalement attribuable à l'échec ou au succès du recrutement.

2. Facteurs influençant le succès du recrutement

Depuis le premier tiers du 20^{ème} siècle de nombreuses théories ont émergées sur l'influence de l'apport larvaire (« *larval supply* ») et du recrutement sur la structure des populations d'organismes marins. En 1950, Gunnar Thorson suggère que les variations de la taille des populations adultes sont dues aux variations du taux de fixation (« *Recruitment limitation* »). Plus tard, l'hypothèse de la densité-dépendance suggère que la régulation de la structure des populations se ferait par des mécanismes de prédation et compétition (Paine, 1974). De cette hypothèse ont émergé des concepts complémentaires, grâce aux modèles de tolérance et d'inhibition (Connell & Slatyer, 1977), connus actuellement sous la notion de facilitation (Bruno et al., 2003). Cette notion suggère que sous un apport constant en propagules (i.e. gamètes, larves, juvéniles), les successions d'organismes sont uniquement les résultats des interactions entre ces propagules et les adultes benthiques. Cependant ces théories concernent principalement les processus écologiques agissant sur le stock larvaire. C'est ce que Lewin (1986) définit comme la « *supply-side ecology* », c'est-à-dire que toute étude de dynamique de population doit prendre en compte l'apport larvaire, mettant de côté tous les processus susceptibles d'agir après la fixation.

Néanmoins, le recrutement peut se diviser en deux phases successives pendant lesquelles l'influence de facteurs physiques et biologiques détermine la survie et la distribution des jeunes stades d'invertébrés marins. Ces phases sont nommées « pré-fixation » (*'pre-settlement'*) et « post-fixation » (*'post-settlement'*) et réfèrent, respectivement, aux mécanismes agissant lors de la phase larvaire et après la première fixation des larves sur le substrat (*'primary settlement'*).

L'étude du déterminisme du recrutement est un vrai défi en raison des nombreuses interactions qui lient ces facteurs (e.g. la température influence à la fois la physiologie des géniteurs et la dynamique de la ressource trophique) et des échelles d'intégrations qui leur sont associées (Lindsay, 2012). Ainsi, le recrutement intègre des processus qui interviennent à la fois dans les compartiments pélagique et benthique, sur une période de quelques heures à plusieurs mois, et qui impliquent des échelles spatiales contrastées, de la dizaine de mètres à des centaines de kilomètres (Lagadeuc, 1992 ; Levin, 2006 ; Pilditch et al., 2015 ; Pineda et al., 2007 ; Whitton et al., 2015).

Les facteurs influençant le recrutement sont multiples (Pechenik, 2006 ; Pineda et al., 2010 ; Thorson, 1950), de natures biotique et abiotique et agissent sur l'abondance et le comportement des stades peri-métamorphiques (Figure 7 ; Hunt & Scheibling, 1996 ; Pineda et al., 2010).

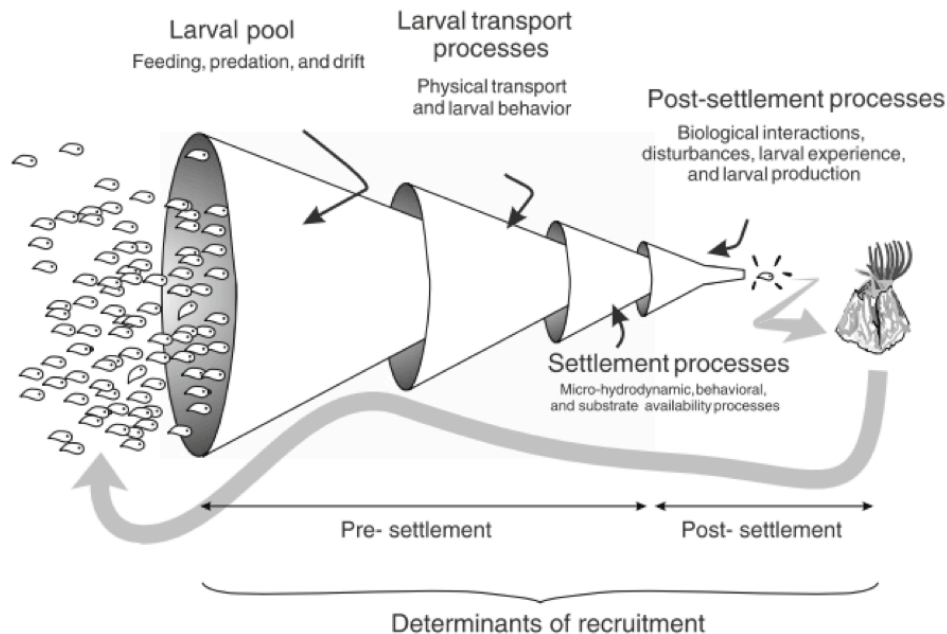


Figure 7 Processus influençant le recrutement des invertébrés benthiques à cycle de vie benthopélagique (Pineda et al., 2009)

Les facteurs abiotiques majeurs modulant les patrons de recrutement sont principalement d'ordre hydrodynamique. Lors de la phase de pré-fixation, l'hydrodynamisme agit au niveau de la dispersion/advection des larves (Incze et al., 2000), de la rétention du nuage larvaire (théorie du « *member/vagrant* » ; Iles & Sinclair, 1982 ; Sinclair & Iles, 1989 ; Sinclair & Tremblay, 1984) et sur la disponibilité en ressource des larves (théorie de « l'Océan stable » ; Lasker, 1975). La théorie du « *member/vagrant* » considère que des larves exportées hors de leur habitat, sous l'effet des courants, sont une perte nette pour la population de cet habitat. Quant à elle, la théorie de « l'Océan stable » considère qu'un faible mélange de la colonne d'eau augmenterait l'agrégation de la ressource alimentaire et donc favoriserait la nutrition des larves en réduisant leur effort de capture. Lors de la fixation et de la phase post-fixation, l'hydrodynamisme influence la capacité des larves à établir le contact avec le substrat dans la couche limite benthique (Eckman, 1983 ; Butman, 1987) mais aussi leur capacité à rester sur le substrat en agissant directement sur le détachement des individus fixés ou enfouis (Alfaro, 2005 ; Alfaro, 2006 ; Eckman et al., 1990 ; Olivier & Retière, 2006 ; Takeuchi et al., 2015). Le facteur hydrodynamique est d'autant plus important en substrat meuble car il peut modifier

la structure et la dynamique sédimentaire. En effet, les modulations de la distribution des particules sédimentaires et les variations de leur taille moyenne sont des facteurs structurant les communautés d'invertébrés benthiques (Bloom et al., 1972 ; Hall, 1994 ; Sanders, 1958).

Concernant les facteurs biotiques, les relations inter- et intra spécifiques et la disponibilité de la ressource trophique sont les causes principales du succès ou de l'échec du recrutement des invertébrés benthiques.

La prédation s'applique sur tous les stades péri-métamorphiques, que ce soit au niveau des larves planctoniques (Davenport et al., 2000), même si il est difficile d'en mesurer les effets (Pineda et al., 2010), et des post-larves benthiques (André & Rosenberg, 1991 ; Osman & Whitlatch, 1995 ; Osman & Whitlatch, 2004). Les effets de la prédation peuvent être exacerbés lorsque la proie et le prédateur recrutent au même endroit, en réponse à une dispersion régulée par les mêmes contraintes océanographiques (Pedersen et al., 2008), effets alors qualifiés de '*Coupled settlement effect*' (Pineda et al., 2010 ; White, 2008). De plus, la prédation est souvent réalisée par des mécanismes d'alimentation non-sélective (Pedersen et al., 2008), comme lors de la filtration des bivalves adultes. De par leur mode d'alimentation suspensivore, ces organismes sont capables d'ingérer des larves planctoniques, notamment celles de congénères (cannibalisme ; Davenport et al., 2000). Ce phénomène s'observe particulièrement lorsque les populations sont densité-dépendantes (Andresen et al., 2014 ; Pineda et al., 2010). Les relations inter- et intra spécifiques favorisant le recrutement sont facilement observables dans les phénomènes de fixation grégaire (Pineda et al., 2010), ou associatives, pour lesquelles certaines espèces se fixent préférentiellement sur ou à proximité d'individus de la même espèce (Pawlik et al., 1991). Ces fixations grégaires sont contrôlées par des facteurs chimiques (Grant et al., 2013 ; Yang et al., 2014ab), biologiques (Hadfield & Paul, 2001), et physiques. Concernant ce dernier point, Donadi et al., (2014) ont récemment montré que la présence de coques adultes (*Cerastoderma edule*) à très forte densité (1000 ind m⁻²) stimulait l'abondance des jeunes individus vraisemblablement par un effet stabilisateur indirect sur les sédiments. L'effet de cette espèce ingénieuse, décrit par Ciutat et al. (2007) et Donadi et al. (2013), résulte de l'introduction de biodépôts riches en mucus et du développement de colonies de diatomées produisant des EPS (Passarelli et al., 2012, 2014). Ce '*feed-back*' positif entre individus d'une même espèce est un exemple parmi l'ensemble des interactions positives inter- et intra-spécifique, nommé facilitation (Bruno et al., 2003), structurant les communautés benthiques.

La quantité et la qualité de la ressource trophique disponible joue un rôle crucial tout au long du cycle de vie des invertébrés marins benthiques, particulièrement pour les organismes à phase larvaire planctotrophe (Olson & Olson, 1989). La dynamique de la ressource trophique, pélagique et benthique selon l'espèce et le stade ontogénique, est un élément essentiel au cours des phases de

gamétogénèse des adultes, de la vie larvaire et post-larvaire (Bai et al., 2015 ; Callaway et al., 2014) car elle conditionne l'état physiologique des organismes et donc les performances de survie à tout stade de développement (Bos et al., 2007). L'influence de l'environnement trophique est d'autant plus importante pour les organismes planctotrophes car l'approvisionnement en ressources nutritives est directement lié à leurs réserves énergétiques, et donc à leur métabolisme, dont dépend la réalisation de la métamorphose et les performances des post-larves (Phillips, 2002 ; Thiyagarajan et al., 2005) et, à plus long terme, l'abondance des jeunes recrues (Gosselin & Qian, 1997).

Toutes ces contraintes affectant l'ensemble des étapes de vie peuvent être sources d'effets latents (*'latent effects'* ; Pechenik, 2006), c'est à dire des effets dont les répercussions ne sont pas nécessairement directes, mais qui induiront des variations de croissance et de survie des juvéniles et de reproduction des adultes.

Cependant, ces facteurs ne peuvent expliquer à eux-seuls la relation entre le stock de larves et le nombre d'individus fixés. Cette relation n'est pas proportionnelle, c'est à dire qu'un fort apport larvaire n'induit pas nécessairement un recrutement de forte intensité sur le fond. Ce phénomène appelé « découplage pélagio-benthique » (Miron et al., 1995), serait une conséquence directe du comportement des stades péri-métamorphiques (Olivier et al., 2000 ; Pineda et al., 2010).

3. Comportement lors de la phase de fixation

Le comportement des jeunes stades d'invertébrés marins intervient lors du choix de l'habitat sur lequel les larves compétentes décident de se sédentariser (Pernet et al., 2003). La fixation primaire des larves sur le substrat fait suite à une phase de prospection de l'habitat permettant aux larves de choisir un milieu présentant des conditions favorables à son établissement. En couche limite benthique, le contact avec le substrat peut se faire de 3 façons différentes (André et al., 1993 et références associées) : 1) de manière passive par sédimentation directe (Figure 8a), ou de manière active 2) en répétant un schéma de descente sur le substrat et de remise suspension dans la colonne d'eau (*'ping-pong ball'* ou *'ballonist'* behaviour ; Figure 8b) et 3) en adoptant un comportement de dérive proche du substrat (Figure 8c). Dans les deux derniers cas de figure, la larve teste activement le substrat en utilisant son pied pour percevoir des signaux chimiques d'intérêt.

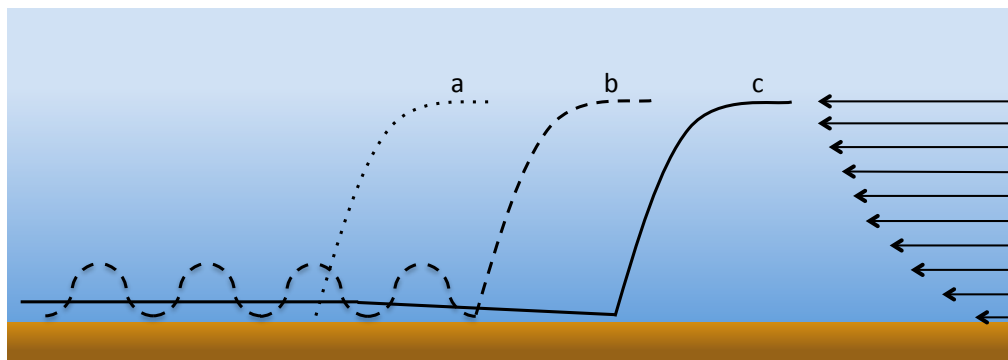


Figure 8 Représentation de trois comportements de fixation des larves d'invertébrés benthiques : **a.** Dépôt passif ; **b.** Comportement de « balle de ping-pong » ; **c.** Comportement de dérive. (Adapté de André et al., 1993)

Lorsque les conditions rencontrées lors de cette phase de prospection ne stimulent pas la fixation ou la métamorphose, les larves de certaines espèces d'invertébrés ont la capacité de retarder leur métamorphose (Bayne, 1964 ; Martel et al., 2014). Cette capacité d'étendre l'exploration de l'habitat est dépendante de la ressource trophique disponible et des réserves énergétiques dans lesquelles les larves puisent au détriment de leur croissance larvaire et post-larvaire (Marshall et al., 2003 ; Pechenik et al., 1998). Ainsi, dans certaines situations, les larves peuvent être face à un compromis énergétique dans lequel leurs réserves s'amenuisent au fur et à mesure de la recherche de conditions favorables, au risque de diminuer leur chance de survie post-métamorphose. Ainsi, Wilson (1952) et Knight-Jones (1953) proposent la théorie de la larve désespérée ('*desperate larva*') : plus la larve retarde sa métamorphose, plus elle perd sa capacité à sélectionner un habitat favorable à sa survie post-larvaire et elle peut même dans des cas extrêmes se fixer sur un substrat défavorable (Toonen & Pawlik, 1994 ; Olivier et al., 2000 ; Tremblay et al., 2007). Dans une situation où les larves planctotrophes ont accès à une ressource trophique abondante et de qualité, elles vont pouvoir prospecter le substrat plus longtemps, tout en continuant à croître, et ainsi se métamorphoser en étant plus grande, ce qui est susceptible de les rendre plus compétitive au stade post-larvaire (Martel et al., 2014 ; Pernet et al., 2003). Une fois métamorphosées, les post-larves de certains bivalves, comme *M. edulis*, peuvent se remettre en suspension activement dans la colonne d'eau et ainsi prolonger leur recherche d'un site favorable à leur sédentarisation. Ces migrations secondaires sont la conséquence d'une réponse éco-éthologique des post-larves basée sur la sécrétion de filaments byssaux, augmentant la flottabilité et la force de trainée (Olivier et al., 1996 ; Sigurdsson et al., 1976) et dont les échelles spatiales de dispersion sont en régime mégatidal de l'ordre de la dizaine de km (Gunther, 1992 ; Olivier & Retière, 2006).

Hadfield et Paul (2001) font référence à de nombreux signaux chimiques induisant, ou non, la fixation et la métamorphose. Ces signaux dépendent d'organismes benthiques de divers taxa (i.e. macro- et microalgues, biofilm bactérien, groupes d'invertébrés) et sont de natures très variées (i.e. acides gras, protéine, lipides). La majorité des études traitant des facteurs de déclenchement de la fixation et de la métamorphose ont porté sur les signaux déclencheurs issus du compartiment benthique, particulièrement ceux associés au biofilm (Hadfield, 2011). Plusieurs expériences en domaine rocheux, traitant de l'influence de l'âge du biofilm sur la fixation de jeunes invertébrés benthiques, ont permis la mise en évidence de réponses contrastées en fonction de l'espèce étudiée (e.g. Olivier et al., 2000 ; Toupont et al., 2012b).

Bien que de nombreux travaux relatifs au déterminisme de la fixation primaire des bivalves aient porté ces dernières décennies sur l'influence des caractéristiques biotiques du compartiment benthique, ceux associés à l'analyse des facteurs liés au compartiment pélagique se limitent aux effets des variables abiotiques. Cependant, pour que le recrutement soit optimal, il est nécessaire que, pendant la phase pélagique, les larves planctotrophes puissent disposer d'une source d'alimentation satisfaisante. Ceci est d'autant plus vrai pour des espèces filtreuses et il est alors pertinent d'envisager que la qualité et la quantité de la ressource trophique de la colonne d'eau soit un facteur prédominant dans la dynamique du recrutement. A cet égard, Toupont et al. (2012a) ont montré, en milieu naturel, que pendant les années caractérisées par une ressource trophique pélagique plus riche en acides gras polyinsaturés (PUFA), et particulièrement en acides gras essentiels (EFA), le recrutement de *M. edulis* est plus intense en fin de période de reproduction. Les acides gras en question jouent un rôle fondamental dans la structure et le métabolisme des organismes et interviennent lors de la fixation/métamorphose des bivalves (Pernet et Tremblay, 2004 ; Soudant et al., 1996; Soudant et al., 1998). En conclusion, les auteurs émettent l'hypothèse d'un déclencheur trophique, d'origine pélagique, de fixation des recrues de bivalves: **le TST ('Trophic Settlement Trigger')**. Cette hypothèse suggère qu'une modification qualitative de la ressource trophique pélagique (augmentation de la proportion en EFA) déclenche la fixation des bivalves (augmentation du taux de fixation), indépendamment de l'âge du biofilm (Toupont et al., 2012b), comme un signal indicateur de conditions trophiques du milieu favorables à la métamorphose. Ces résultats montrent pour la première fois l'importance de l'environnement trophique pélagique sur le déterminisme du recrutement des bivalves et valident de nouveau l'hypothèse du *match/mismatch* de Cushing (1990) exprimant la ***nécessité d'une synchronisation entre la production primaire et les cycles larvaires***. La portée de cette étude est toutefois limitée car menée dans les lagunes d'un archipel subarctique (Iles de la Madeleine, Qc, Canada), caractérisées par une forte saisonnalité liée au couvert

hivernal de glace et par un réseau trophique principalement basé sur une production hétérotrophe (Trottet et al., 2007).

Par contraste, les zones tempérées côtières de la Manche constituent des environnements trophiques à forte production primaire, qualifiées de méso- et eutrophe en fonction de la localisation (Lefebvre et al., 2009), où l'hypothèse du TST n'avait jusqu'à présent jamais été testée.

III. L'ARCHIPEL DE CHAUSEY

1. Contexte océanique

La Manche est une mer épicontinentale séparant la Grande-Bretagne au nord et la France au Sud et constituant une zone de transit des masses d'eau entre l'océan Atlantique à l'ouest et la mer du Nord à l'est. Elle se divise en trois principaux bassins : la Manche orientale, centrale et occidentale (Figure 9 ; Holme, 1966). La Manche est caractérisée par un marnage exceptionnel dont l'amplitude varie entre 4 et 5 m lors des vives eaux moyennes puis s'amplifie jusqu'à atteindre une valeur maximale supérieure à 12 m en baie du Mont- Saint-Michel (record à 15,5 m pour les plus grandes marées d'équinoxe ; Trigui, 2009).

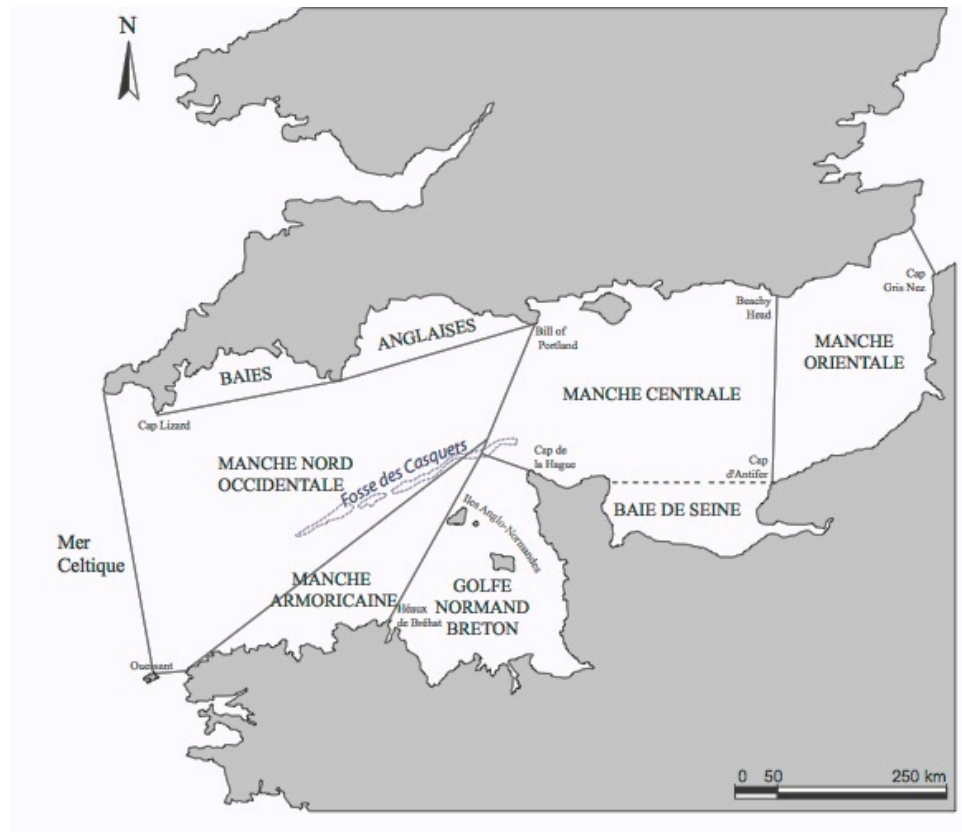


Figure 9 Principaux secteurs de la Manche (d'après Holme, 1966 dans Trigui, 2009)

Les contraintes hydrodynamiques contrôlent la distribution des sédiments superficiels de la Manche (Larsonneur et al., 1982). De ce fait, les fonds marins de la Manche sont dominés à 80% par des sédiments grossiers (Figure 10). La Manche abrite cinq grandes unités biosédimentaires, caractérisées par un type de substrat et une communauté macrobenthique : 1) la communauté des cailloutis à épibiose sessile, 2) la communauté de la gravelle à *Branchiostoma lanceolatum*, 3) la communauté de l'hétérogène envasé, 4) la communauté des sables fins à moyens propres à *Ophelia borealis* et 5) la communauté des sables fins envasés à *Abra alba* (Cabioch, 1968 ; Garcia, 2010 ; Glémarec, 1969 ; Retière, 1979).

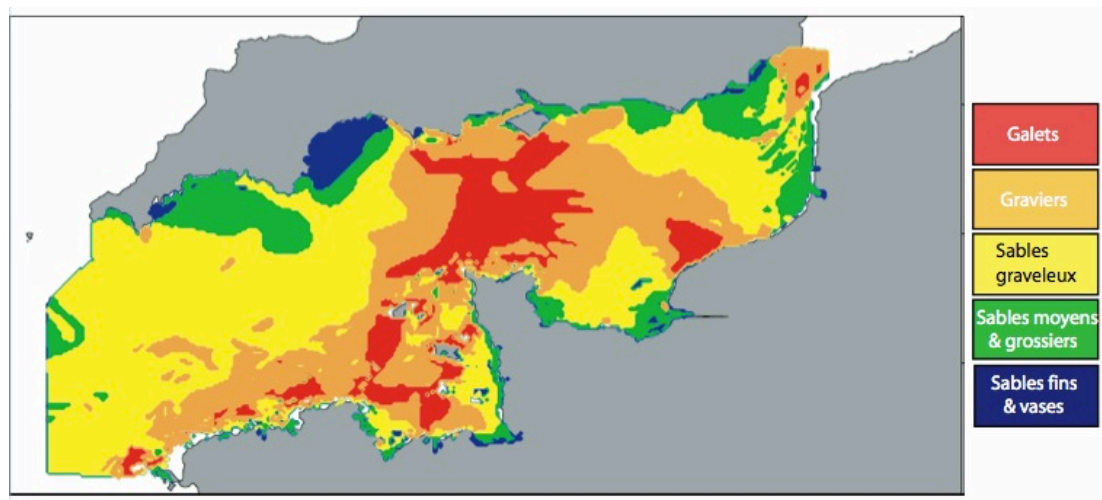


Figure 10 Carte des principaux types de sédiment de la Manche (d'après Larssonneur et al., 1982 ; tirée de Trigui, 2009)

Le fonctionnement des écosystèmes benthiques côtiers associés à ces communautés macrobenthiques est perturbé par deux activités anthropiques majeures : la pêche professionnelle et l'aquaculture. L'exploitation d'organismes de la macrofaune benthique, tels les bivalves, est réalisée par des techniques de pêches professionnelles diversifiées, comme des chalutiers de fond ou pélagiques, des dragueurs, des navires pratiquant plusieurs arts dormants, des fileyeurs, des caseyeurs et des ligneurs (Trigui, 2009), auxquelles se rajoutent toutes les activités liées à la pêche récréative. Le long des côtes françaises de la Manche, l'aquaculture concerne principalement la production conchylicole, dont les activités se concentrent dans le golfe Normand-Breton (Figure 11). Ce secteur d'activité est partagé par la mytiliculture (37100t), l'ostréiculture (31600t) et une activité vénéricole (250t) localisée dans l'archipel de Chausey.

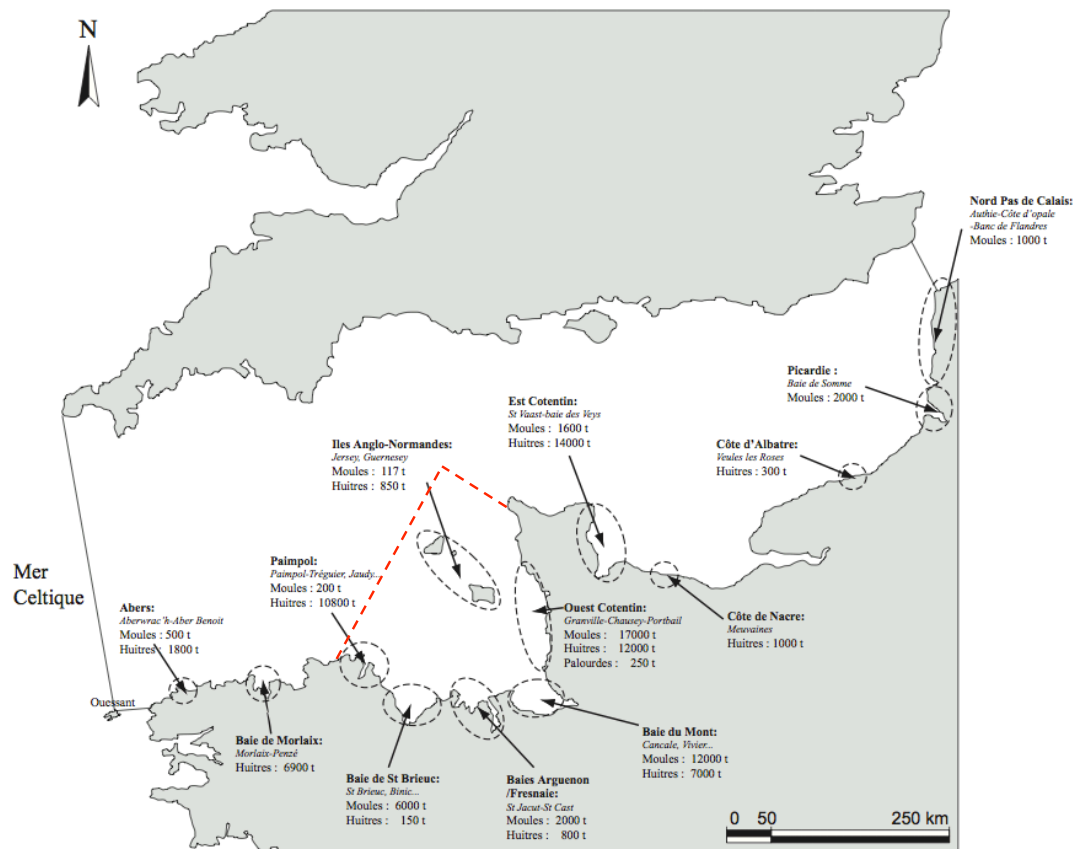


Figure 11 Principaux sites conchylicoles de la Manche. Les pointillés rouges symbolisent les limites nord et ouest du golfe Normand-Breton. Données fournies par les Sections Régionales Conchylicoles (SRC) et des services des pêches des îles Anglo-Normandes pour l'année 2009 (adaptés de Trigui, 2009)

2. Un modèle d'étude unique

L'archipel de Chausey se situe dans le golfe Normand-Breton qui inclue aussi les îles anglo-normandes, comme les îles de Jersey et Guernesey. Faisant partie d'un massif granitique, la superficie du massif de Chausey recouvre à peu près 5100 ha (Jonin, 1973), sur lequel l'archipel est constitué de 50 îles et îlots à marée haute, alors que près de 300 de plus apparaissent à marée basse. La superficie de l'archipel de Chausey est allouée à 58% pour le domaine subtidal (2991 ha), 40% pour le domaine intertidal (1995 ha) et 2% pour le domaine terrestre (82 ha). La majorité du domaine intertidal est constitué de substrats meubles (1388 ha), principalement représentés par des sédiments grossiers dans l'est et par une grande diversité de sédiments dans la partie ouest (Fortin, 1972). Chausey est un milieu complexe car hautement fragmenté à cause des nombreuses îles et îlots qui parent l'archipel et vastes zones intertidales entrecoupées par des chenaux et de zones subtidales de diverses profondeurs (Figure 12).

La fragmentation de l'archipel impose une mosaïque d'habitats benthiques associés aux substrats meubles. Environ neuf principaux habitats benthiques intertidaux (voir https://www.researchgate.net/publication/263165333_Archipel_des_Chausey_Carte_des_habitats_in_tertidaux_de_substrat_meuble_110000 ; Godet, 2008) et sept subtidaux (Fournier et al., 2014), en fonction de la typologie utilisée, se retrouvent dans cet espace.



Figure 12 Mosaïque photographique de l'archipel de Chausey. Mission DIREN/IGN FR 5539/100C 13.08.2002 16h30. Hauteur d'eau : +2.60m SHOM.
Réalisation : Jérôme Fournier. Commanditaire : P. Talec (DIREN Basse-Normandie)

L'habitat benthique intertidal le plus représenté dans l'archipel est l'habitat des sables grossiers de niveau bas à *Glycymeris glycymeris* (Figure 13a), qui recouvre un quart des estrans meubles (349 ha ; Godet, 2008). D'autres habitats sont d'un intérêt particulier, notamment ceux constitués par des espèces ingénieurs comme les herbiers intertidaux à *Zostera marina* (Figure 13b), les banquettes intertidales à *Lanice conchilega* (Figure 13c), les bancs de maërl (Corallinophycidae, Rhodophyta ; Figure 13d) et les bancs de *Crepidula fornicata*. Les espèces ingénieurs ont pour principale caractéristique de structurer les habitats benthiques en transformant des fonds plats à deux dimensions vers des fonds complexes avec une disposition tridimensionnelle, assurant la stabilisation du sédiment (Bruno & Bertness, 2001).

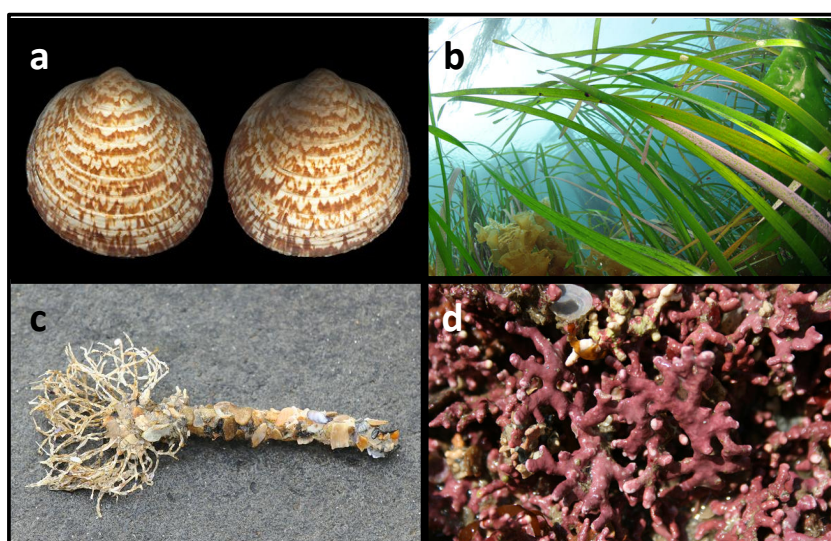


Figure 13 a. *Glycymeris glycymeris* ; b. Herbiers à *Zostera marina* ; c. Tube de *Lanice conchilega* ; d. Fragments de Maërl

La mosaïque d'habitats benthique de l'archipel Chausey est un support remarquable pour la biodiversité des organismes marins. En effet, 769 espèces d'invertébrés marins ont été identifiés entre 1828 et 2008, dont 75% appartiennent à trois phylums : les Arthropodes (245 espèces), les Mollusques (197 espèces) et les Polychètes (146 espèces ; Godet et al., 2010). Parmi les mollusques, c'est la classe des bivalves qui est la plus diversifiée (97 espèces). Cette richesse confère à Chausey une haute valeur patrimoniale, qui est la base des mesures de conservation appliquées pour le protéger (i.e. réseau européen Natura 2000). L'archipel de Chausey est un site unique au monde car il est le seul archipel de la planète soumis à un régime de marée mégatidal qui soit caractérisé par un aussi vaste domaine intertidal. Les zones intertidales y sont fragmentées et les estrans meubles sont caractérisés par une grande hétérogénéité sédimentaire et par une forte diversité spécifique de la macrofaune benthique.

Cependant, cette biodiversité est menacée par de nombreuses contraintes d'origine anthropique. Deux activités conchyliques sont principalement développées sur l'archipel : la vénériculture et la mytiliculture sur bouchots. L'élevage de la palourde japonaise à Chausey impacte négativement les biohermes à *L. conchilega* en diminuant drastiquement l'abondance totale de ces vers tubicoles, en modifiant leur distribution spatiale et en altérant les assemblages macrofauniques associés (Toupont et al., 2008). Les concessions mytilicoles de l'archipel de Chausey s'implantent principalement sur l'habitat des sédiments grossiers à *G. glycymeris*. Grant et al. (2012) ont montré que cette activité modifie les assemblages d'espèces benthiques à deux échelles spatiales imbriquées (entre les concessions et des zones témoins, et au sein des concessions, principalement jusqu'à 1 m de distance des structures mytilicoles). Ces impacts résultent de modifications de l'environnement hydrosédimentaire, générées par la présence des structures d'élevage, mais les changements observés d'assemblages macrobenthiques n'impliquent pas d'évolution vers un nouvel habitat (Grant et al., 2012). Cette étude a notamment révélé que certaines espèces sauvages 'profitaient' positivement de l'enrichissement en matière organique au pied des bouchots (biodépôts ponctuels et stimulation de la production du microphytobenthos).

Par ailleurs, c'est aussi au niveau de l'habitat des sédiments grossiers à *G. glycymeris* que les praires (*Venus verrucosa*) sont abondantes. La praire est une espèce emblématique de la région grandvillaise de par son exploitation historique et parce qu'elle est toujours hautement convoitée par les pêcheurs à pied dans l'archipel de Chausey. En 2010, Gaillard montrait que la population de praire de Chausey est dominée par deux cohortes principales de quatre années d'écart. Cette structure de population particulière suggère une forte variabilité interannuelle des processus de recrutement dont il convient de comprendre les causes.

IV. OBJECTIFS DU PROJET DE RECHERCHE

Le succès du recrutement est la condition primordiale déterminant le renouvellement des populations de bivalves et donc le maintien de leur fonction au sein des écosystèmes. L'objectif de cette thèse, réalisé dans un écosystème côtier tempéré soumis à un régime de marée de type « mégatidal », est d'étudier le déterminisme du recrutement des bivalves sauvages, en mettant l'accent sur la phase de fixation des larves et les premiers moments de vie post-métamorphiques. Cette période critique pour les organismes sera étudiée par trois approches représentatives de contraintes déterminantes pour le devenir du recrutement. Les trois approches envisagées permettent chacune d'acquérir des connaissances fondamentales sur le déterminisme du

recrutement et de faire émerger des pistes de réflexion applicables à la gestion des écosystèmes côtiers.

A travers l'analyse du déterminisme du recrutement, nous cherchons à comprendre celui du renouvellement des populations de bivalves, selon, premièrement, le rôle des habitats benthiques, deuxièmement, l'influence de deux activités anthropiques et, troisièmement, l'influence de l'environnement trophique. Pour réaliser ces travaux, nous faisons le choix de nous positionner à partir de la phase de fixation/métamorphose pour répondre, le plus finement possible, aux hypothèses que nous émettons sur cette période critique du cycle de vie des bivalves. Ainsi, les facteurs biologiques propres aux bivalves, s'appliquant de la phase de reproduction des adultes jusqu'à la phase de pré-fixation (e.g. maturation des adultes, qualité des gamètes), ne sont pas directement mesurés.

Dans un premier chapitre, la fonction de nurserie des habitats benthiques est analysée en terme d'efficacité du recrutement des bivalves et comparée entre plusieurs habitats largement représentés sur l'archipel de Chausey. Cette étude vise à répondre à la question suivante : *Est-ce que l'efficacité du recrutement des bivalves varie entre différents habitats benthiques d'un même archipel ?* Certains habitats sont constitués par des espèces ingénieurs, dont la structure tridimensionnelle module la dynamique hydrosédimentaire, contrainte au combien essentielle à la fixation des recrues sur le substrat.

Dans un second chapitre, le recrutement des bivalves est étudié sous la contrainte de deux activités anthropiques majeures des côtes françaises : la mytiliculture sur bouchots et la pêche à pied récréative. Ainsi, la question relative à cette étude est : *Est-ce que la mytiliculture sur bouchots et les pratiques de ratissage impactent, positivement et/ou négativement, le recrutement des bivalves sauvages ?* Ces pratiques humaines sont connues pour influencer la composition des assemblages macrofauniques. Cependant, les connaissances actuelles ne permettent pas de savoir si cette influence commence dès la période de recrutement.

Les deux derniers chapitres de la thèse sont consacrés à l'étude de la variation de la qualité et quantité de la ressource trophique sur le déterminisme du recrutement des bivalves.

Ainsi, dans le troisième chapitre, nous caractérisons la ressource trophique pélagique et benthique pour répondre à la question suivante : *Est-ce que la dynamique de l'environnement trophique des recrues de bivalves correspond à des variations qualitatives et quantitatives à des échelles inter- et intra-annuelle ?*

Le quatrième chapitre permet de répondre à la question suivante : *Est ce que les variations qualitative et quantitative de la ressource trophique entraînent, respectivement, le déclenchement de la fixation des bivalves et un recrutement d'intensité variable d'une année sur l'autre ?*

CHAPITRE 1

**Le recrutement des bivalves de l'archipel
de Chausey : une nouvelle composante
des fonctions écosystémiques des
habitats benthiques**

I. RÉSUMÉ

La définition du terme 'habitat' est complexe et variée mais, de manière générale, c'est une zone spatialement délimitée par des conditions physiques, chimiques ou biologiques différentes du milieu avoisinant et qui coïncident avec le préférendum environnemental d'un groupe d'organismes se partageant cet espace. En milieu marin, les habitats sont majoritairement benthiques et sont représentés classiquement par une ceinture bathymétrique, une classe granulométrique dominante et une ou plusieurs espèces caractéristiques. Les habitats benthiques de substrats meubles sont très diversifiés, représentent plus des deux tiers des fonds marins mondiaux et procurent de nombreux biens et services écosystémiques grâce aux fonctions écologiques qu'ils assurent. Ce concept de biens et services écosystémiques a pour but de donner une valeur tangible aux écosystèmes de par les produits qu'ils fournissent aux humains, comme la nourriture ou des matériaux bruts (biens écosystémiques) et de par les conditions et processus naturels qu'ils procurent pour maintenir et satisfaire la vie humaine (services écosystémiques). Ces biens et services ne sont que le fruit de fonctions écologiques qui résultent elles-mêmes de la complexité (structure et processus) des écosystèmes. Ainsi, pour donner une valeur à un écosystème, il faut préalablement connaître les fonctions qu'il remplit. Ces fonctions sont classées en plusieurs catégories telles que les fonctions de régulation, de production, d'information et d'habitat. Cette dernière fonction est caractérisée par deux sous-fonctions : 1) zone de refuge et 2) zone de reproduction et de nurserie, définie comme la mise à disposition des conditions environnementales appropriées pour la reproduction et la croissance des jeunes stades d'espèces marines. Cependant, de par les contraintes techniques et logistiques liées aux recherches sur le monde marin, et surtout du milieu benthique, la fonction de reproduction et de nurserie a été principalement étudiée dans le cadre des pêcheries, comme celles de la sole et de la morue par exemple.

Les bivalves constituent une composante majeure des habitats benthiques de sédiments meubles car leur biomasse domine celle des communautés d'invertébrés. Ils remplissent des fonctions écologiques essentielles telles que la bioturbation et la formation de récifs, ce qui leur confère un rôle clé dans de nombreux services écosystémiques. Ces organismes sont hautement représentés en termes de richesse et d'abondance dans l'archipel de Chausey, caractérisé comme une véritable mosaïque d'habitats benthiques et dont près d'un tiers des fonds marins sont constitués de sédiments meubles. En effet, au sein des 15 habitats benthiques inter- et subtidiaux décrits sur le site, la majorité des macrobenthos endofauniques sont des mollusques bivalves à cycle de vie benthopélagique. Les larves de la colonne d'eau se fixent sur le sédiment et, après la métamorphose, les juvéniles débutent leur croissance jusqu'à maturation. Le succès de cette phase, appelé recrutement, est le facteur déterminant du renouvellement des populations de bivalves.

Le but de cette étude est d'analyser la fonction de zone de reproduction et de nurserie des habitats benthiques côtiers des zones tempérées en se focalisant sur la dynamique du renouvellement des populations de bivalves qui résulte en grande partie de celle du recrutement. Pour juger de cette capacité, l'efficacité du recrutement des bivalves est évaluée lors de deux périodes de cette phase de recrutement : 1) en déterminant les assemblages de recrues de bivalves en fin de saison de reproduction et 2) en estimant les performances de croissance et la condition physiologique de juvéniles d'huîtres plates, *Ostrea edulis*, qui colonisent l'ensemble des habitats étudiés.

Au regard de leur répartition sur l'archipel de Chausey et de leur importance écologique, nous avons choisi d'étudier six habitats benthiques : ceux intertidaux et subtidaux des sables grossiers à *Glycymeris glycymeris*, les banquettes intertidales à *Lanice conchilega*, les herbiers intertidaux à *Zostera marina*, les bancs subtidaux de maërl et les fonds subtidaux de *Crepidula fornicata*. Au cours de deux campagnes d'échantillonnage, en septembre 2013 et en octobre 2014, des carottes de sédiments sont prélevées dans les six habitats benthiques. Afin d'établir les assemblages de recrues de bivalves issues d'une saison de reproduction dans chaque habitat, le sédiment est tamisé entre 2 et 5 mm et chaque recrue de bivalve est triée et identifiée. A partir de mai 2014, 7500 juvéniles d'*O. edulis* âgés de 6 mois sont disposés dans des poches et placés dans cinq habitats benthiques (seul le niveau subtidal de l'habitat des sédiments grossiers à *G. glycymeris* est étudié). Ce modèle, a été choisi car *O. edulis* est capable de coloniser naturellement l'ensemble des habitats ciblés dans cette étude. Après deux mois d'immersion, les juvéniles sont récupérés et disséqués pour les analyses en laboratoire. D'une part, les dimensions de la coquille et le poids sec des individus (coquille et tissu) sont mesurés afin d'évaluer les performances de croissance des individus. D'autre part, l'analyse de la composition en acides gras des glandes digestives permet d'estimer, au moins partiellement, l'état physiologique et l'alimentation des juvéniles. Les résultats obtenus dans chaque habitat benthique sont comparés entre eux et aux juvéniles témoins (4 semaines d'acclimatation dans la colonne d'eau dans l'archipel).

Les assemblages de recrues de bivalves diffèrent entre les habitats étudiés et sont notamment plus abondants et riches dans les habitats subtidaux. Ces différences sont attribuables à la texture sédimentaire et à la présence d'espèces ingénieurs, telles que les crépidules, qui modifient les contraintes hydrosédimentaires au sein de la couche limite benthique. Aucune différence de croissance n'est observée entre les juvéniles des différents habitats. De même, indépendamment de l'habitat où les huîtres sont élevées, celles-ci ont toutes accès à la même ressource nutritive car les proportions relatives de chaque biomarqueur sont les mêmes. Cependant, les glandes digestives des juvéniles implantés sur les fonds à crépidules sont environ 1,5 fois plus concentrées en acides gras que les autres, et notamment en acides gras polyinsaturés. Cette différence marquante s'explique par un

accès facilité à la nourriture sur ce type de fonds mais aussi par une diminution du stress hydrosédimentaire, en comparaison avec les autres habitats, dû à la présence de coquilles à l'interface eau-sédiment qui favorise en outre la sédimentation des particules fines.

Cette étude montre que chaque habitat benthique possède une fonction de nurserie qui lui est propre, contrôlée en grande partie par les espèces ingénieurs : elles structurent les habitats et conditionnent le bon état physiologique des juvéniles, indispensable pour limiter toute vulnérabilité aux stress environnementaux. Ce volet de recherche met en évidence l'absolue nécessité d'intégrer le recrutement des bivalves dans les fonctions écologiques des habitats benthiques, préalable à toute notion de biens et services écosystémiques.

Functions of coastal temperate benthic habitats: new insight from the bivalve recruitment perspective

Barbier Pierrick, Meziane Tarik, Forêt Martin, Robert René, Olivier Frédéric

Article soumis pour publication dans *Estuaries and Coasts*

II. ABSTRACT

Marine benthic habitat functions have been usually investigated in term of biogeochemical regulation but rarely in term of population renewals, which are mainly controlled by recruitment dynamics. The recruitment phase is crucial for organisms with a benthic-pelagic life cycle, such as bivalves, and it regulates the success of population renewal. This study provides a new insight at the role of temperate benthic habitats on bivalve recruitments. Six dominant benthic habitats of the Chaufey archipelago (Normandy, France) were studied. In each habitat, bivalve recruit assemblages were described at the end of two reproductive seasons. Furthermore, *Ostrea edulis* juveniles were immersed on each habitat during two months in order to compare their growth performances and feeding status estimated by fatty acids composition. Recruit assemblages differ from each habitat according to sediment grain-size composition and depth. Subtidal habitats, and especially *Crepidula fornicata* banks and *Glycymeris glycymeris* coarse sands, supported highest abundance and species richness of recruits. All *O. edulis* juveniles seem fed on the same trophic resources but digestive glands of juveniles from *C. fornicata* banks were more concentrated in total fatty acids than those of from subtidal *G. glycymeris* coarse sands and maerl banks. Such results show the key role played by subtidal and structured habitats, composed by engineer species, on the enhancement of bivalve recruitment, and by extension the renewal of bivalve populations, suggesting that this function must be integrated for management perspectives.

III. INTRODUCTION

A habitat as strictly defined by Begon et al. (1996) is a place where an organism (microorganism, plant, animal) lives. However, the most widely used definition is a spatially defined area, where the physical, chemical, or biological environment is distinctly different from those surrounding it (Kostylev et al., 2001). This implies that spatial boundaries of physicochemical factors

coincide with environmental preferences of an organism or a group of organisms that share the same habitat. In Europe, the main habitats are inventoried and defined according to the EUNIS (European Union Nature Information System) habitat classification (Davies et al., 2004), providing a comprehensive typology based on hierarchical levels, for which the first concerns 'Marine habitats' (EUNIS habitat type hierarchical view <http://eunis.eea.europa.eu/habitats-code-browser.jsp>). With the exception of pelagic water column and the ice-associated marine habitats, all others referred to benthic habitats. Among them some are associated to one engineer species, which is defined by Jones et al., (1994) as 'one organism that modulate resources availability for other species through their abiotic or biotic material, leading to the maintenance or creation of new habitats'. These authors distinguished autogenic engineers, which are 'species changing the environment by their own physical structure', from allogenic ones that 'transform living and non-living materials from one physical state to another'. The engineering effects of such structuring species, in addition to their direct impact on resources, positively and negatively affect abundance and species richness at small scales, leading to the emergence of particular habitat functions (Jones et al., 1994; Jones et al., 1997).

Marine seafloor comprises 70% of soft sediment areas, which include a large diversity of benthic habitats (Snelgrove, 1999) ensuring multiple functions that are the basis of the ecosystem goods and services (De Groot et al., 2010; Haines-Young and Potschin 2010). Ecosystem services are defined by Daily (1997) as 'the conditions and processes through which natural ecosystems, and the species that make them up, sustain and fulfill human life' and ecosystem goods are marketable products that result from natural systems (e.g. food and raw materials; De Groot et al., 2002). Thus, what is included in the term 'function' refers to 1) a simple process existing between two objects (biotic and/or abiotic); 2) a whole system, in which specific organisms are part of and where several processes link them; 3) a role that can be played by different organisms, leading to the functional group concept; and 4) a particular 'service' of the system for human beings (Jax, 2005). Generally speaking, and to avoid confusion when using the term, a 'function', at the ecosystem or habitat scales, is 'the capacity of natural processes and components to provide goods and services that satisfy human needs, directly or indirectly' (De Groot et al., 2002). Thus, a function can be related to regulation (i.e. biogeochemical cycles), habitat (i.e. refuge and reproduction area), production (i.e. food, raw materials, energy resources) and information (i.e. human cognitive and recreational experiences) functions. Achieving of ecosystem services arise firstly from ecosystem complexity (structures and processes), from which emerge ecosystem functions providing goods and services, according several economical, ecological and socio-cultural values (De Groot et al., 2002). In a review, Lique et al., (2013) listed actual ecosystem services associated to marine and coastal components, in order to propose a consistent support for the implementation of biodiversity conservation policies. Nevertheless, the ecosystem

services are not assessed in all marine ecosystems at the same intensity, especially benthic habitats because of their large spatial resolution and the complexity to evaluate processes pertinently in highly dynamic systems (Galparsoro et al., 2014)

Usually, and certainly due to the initial influence of comparable terrestrial studies (see Bardgett & van der Putten, 2014), benthic habitat functions was mainly investigated in terms of energy and matter fluxes. Several researches dealt with habitat metabolism in order to estimate its role on biogeochemical fluxes, but also its capacities to sequester carbon and contaminants and to remineralize nutrients (Borges et al., 2005; McKindsey et al., 2011; Snelgrove, 1999; Thrush & Dayton, 2002). Effects of such functions are not confined only to the benthic habitat because they influence the benthic-pelagic coupling by stimulating pelagic primary production (Barron et al., 2004; Michaud et al., 2006; Snelgrove 1999; Ziegler & Benner, 1999). In addition of these physicochemical impacts, benthic habitats fulfill ecological functions, like shelter for prey or feeding areas depending on species composition and abundance (Eyre et al., 2011; Snelgrove 1999; Thrush & Dayton 2002), which are particularly enhanced within a habitat mosaic showing numerous interactions (Srivastava, 2006). The 'reproduction and nursery areas' function is one of the habitat functions, which was almost exclusively assessed for fisheries (Seitz et al., 2013). This function is defined as 'the provision of the appropriate environmental conditions for reproduction and growing during the early stages of marine species' (Salomidi et al., 2012)

In temperate marine systems, a large majority of marine invertebrates, such as bivalves, have a benthic-pelagic life cycle with a long pelagic phase represented by a large number of planktonotrophic larvae (Thorson, 1950). Renewal of bivalve populations is thus mainly due to the recruitment success, i.e. the settlement-metamorphosis, and the subsequent juvenile survival in the benthic compartment. During this critical life stage, the loss ratio between invertebrate larvae and adult stage is generally considered over 97% (Pedersen et al., 2008). Recruit assemblages observed in a benthic habitat result from pre- and post-settlement processes that condition the presence or absence of organisms. Pre-settlement processes act on the larval pool from the fecundation to the metamorphosis and post-settlement processes control the post-larval and juvenile ecophases. Such processes are under the influence of a multitude of abiotic factors, like water physicochemical parameters and hydrodynamic disturbances, as well as biotic, like food availability, biological interactions and species behavior (Hunt & Scheibling, 1997; Olivier & Retière, 1998; Pechenik 1999; Pineda et al., 2009). All these stresses affecting early stages are sources of latent-effects, inducing within-species variations of juveniles and adult survival and reproduction (Pechenik, 2006). Recently, St-Onge et al., (2015) showed that, at a reproductive season scale, larvae in a kin aggregated bivalve larval pool coming from multi-spawning

events do not have the same recruitment survival success and the first produced larvae will mainly regulate the final recruitment composition. It seems thus crucial to well understand all factors insuring minimum recruitment to keep bivalve population sustainable.

Bivalves constitute a major component of benthic habitat because they usually dominate the biomass of soft-bottom sediments (Peterson, 1977) and have key functions (Gosling, 2003), like bioturbation and primary consumers, affecting their surrounding environment. The persistence of bivalve populations can provide numerous ecosystem services that include provisional, regulating and maintenance services (Katsanevakis et al., 2014 ; Lique et al., 2013). Moreover, they are important components for humans, because shellfish farming areas, like the Mont Saint Michel Bay (MSMB), produce tens of millions of shellfish and generate more than 30 million Euros per year (Cugier et al., 2010). The present study was completed in Chausey Archipelago (MSMB, Normandy, France), which is characterized by semidiurnal tidal pattern and a maximal tidal range of 14m during spring tides. This archipelago covers a surface of 5100 ha, including emerged islands, subtidal and intertidal seabeds, where almost a third is represented by sandflats (1388 ha; Godet, 2009). About nine intertidal and seven subtidal benthic habitats are found across the archipelago supporting 769 marine invertebrate species, with about 100 known bivalve species (Fournier et al., 2014; Godet, 2010).

In order to give new insights about the habitat functions ‘reproductive and nursery area’, the aim of the present study was to determine the function of several benthic habitats in term of wild bivalve population renewal, in a temperate coastal megatidal system, by analyzing the recruitment efficiency during two periods of the recruitment phase: 1) at the end of a reproductive season by determining the natural bivalve recruit assemblages and 2) with *Ostrea edulis* juveniles, by estimating the growth performances and feeding status of bivalve juveniles.

IV. MATERIAL AND METHODS

1. Study Site

The present study focuses on the six main benthic habitats of the archipelago as they are defined by their surface extent and their ecological importance. The *Glycymeris glycymeris* coarse sands (Godet 2008; Coarse sands and gravels from coastal circumlittoral with *Mediomastus fragilis*, *Lumbrineris spp.* and *Veneridae* bivalves, A5.142 EUNIS Classification 2008), the most widespread habitat of the English channel (Larsonneur et al., 1982), were investigated at intertidal (SHI) and

subtidal (SHS) levels and they are found on ¼ (350 ha) of the Chausey's soft-sediment tidal flats (Godet, 2008). Intertidal beds of *Lanice conchilega* (Polychaeta, Terebellidae) (L) (Godet, 2008; *L. conchilega* in littoral sand, A2.245 EUNIS Classification 2008), a commonly tube-building polychaete found in Europe, is an engineer species forming large bioherms when reaching a threshold density (Godet et al., 2011). Intertidal *Zostera marina* beds (Z) (Godet, 2008; *Z. marina*/*Z. angustifolia* beds on lower shore or infralittoral archipelago and acted like a nursery for numerous species (Godet et al., 2008; Boström et al., 2014) and can also be considered as an ecosystem engineer (Jones et al., 1994, but see also Passarelli et al., 2014). Subtidal maerl (Corallinophycidae, Rhodophyta) beds (M) (maerl beds on infralittoral muddy gravel, A5.513 EUNIS Classification 2004) are characterized by a high macrofaunal specific richness, especially of molluscan species (Grall & Glemarec, 1997). Subtidal slipper limpet's (*Crepidula fornicata*) banks (C) (*C. fornicata* with ascidians and anemones on infralittoral coarse mixed sediments, A5.431 EUNIS Classification 2004) are constituted by an introduced species from North America, which became invasive on the European coasts at the end of the 19th century (Blanchard 1997).

2. Assemblages of bivalve recruits at the end of the reproductive season

In order to compare the bivalve recruitment efficiency on the dominant benthic habitats of the archipelago, we conducted two sampling campaigns at the end of the reproductive season of most wild bivalves of European coasts (reviewed by Gosling, 2003), the September 10th 2013 and October 3rd 2014. Three sites per habitat, distributed from the center to the West of the archipelago (Figure 14a) were sampled (2 replicates of 0.1 m²) using a Smith-McIntyre Grab (Smith & McIntyre, 1954).

Collected material was passed through 5 and 2 mm rounded mesh sieves to keep only bivalve recruits of the sampled year. Few studies have examined bivalve post-larvae growth and stated there is a large variability in the growth rates according to species and locations (Andresen et al., 2013; Bownes & McQuaid, 2009; Chicharo & Chicharo, 2001; Jenewein & Gosselin, 2013; Martel et al., 2014). We consider here that the mean size of veligers at metamorphosis is 300 µm and that the mean post-larval growth rate is 30 µm d⁻¹ inducing a final post-larval/juvenile size in September/October falling into the 2-5 mm range.

After fixation of the sieved material in 4% buffered formalin, bivalve recruits were sorted, counted and identified to the lowest taxonomic level, and finally preserved in 70% ethanol. For each benthic habitat, we elaborated a simplified classification of sediments derived from nomenclature of Folk (1954), by using five sedimentary textural groups: sandy gravel, gravelly sand, sand, muddy sand and

sandy mud. Sedimentary data (percentages of grain-size classes) originate from previous field works on close sites of the Chausey Archipelago (Godet, 2008; unpublished data).

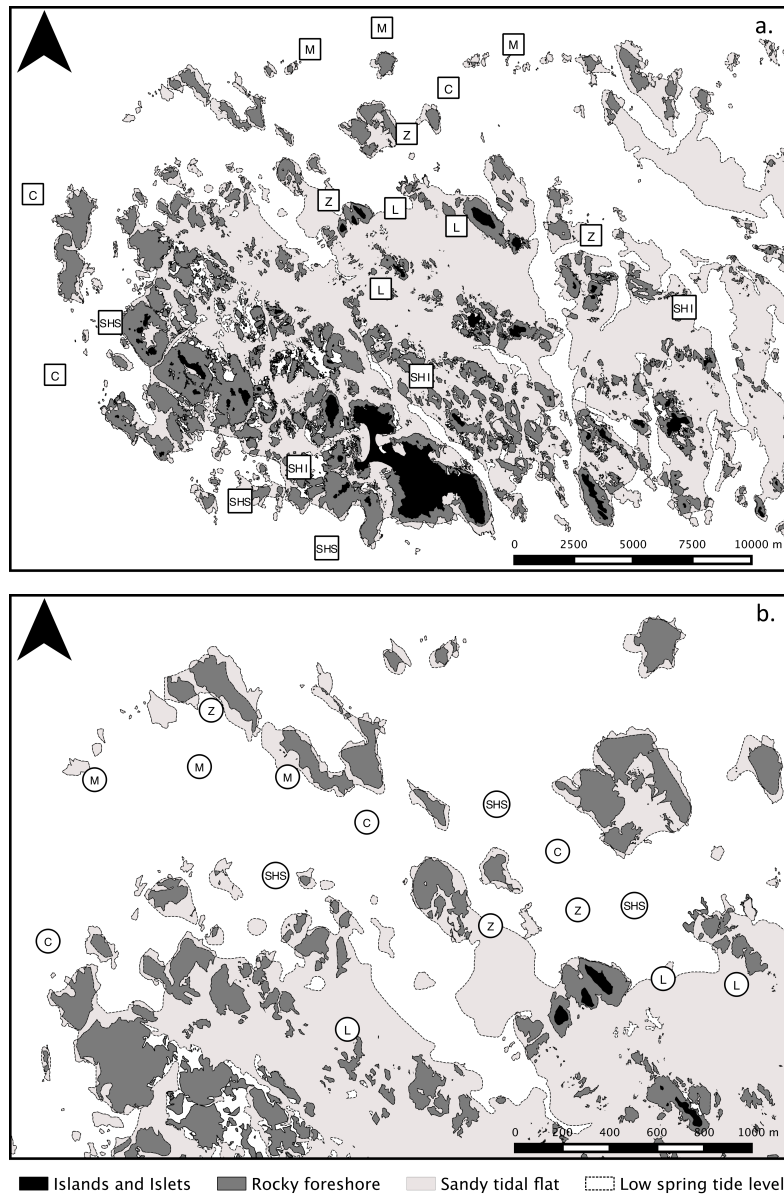


Figure 14 Map of the Chausey Archipelago showing locations of sampling points for **a.** the recruitment assessment (square) and **b.** the *in situ* experiments (circle). Letters refer to benthic habitats: SHI: Intertidal coarse sands; SHS: Subtidal coarse sands; L: *L. conchilega* beds; Z: *Z. marina* beds; M: Maerl beds; C: *C. fornicata* banks

3. Growth performance and feeding status of *Ostrea edulis* juveniles

a. Biological material and experimental design

Ostrea edulis recruits were produced at the Argenton experimental station of Ifremer (Brittany, France). Briefly, 100 of 4-year-old flat oysters free from *Bonamia ostreae* and *Marteilia refringens* were acclimated at 19°C and ambient 34 ppt salinity in a 600l tank in flow through and continuously fed 6% of microalgal dry weight (DW) (*Rhodomonas salina* + *Chaetoceros neogracile*) per g of oyster DW. The release of larvae (760,000) recorded on mid-October 2013, were used for the present grow out trials. Expelled larvae were distributed at 40 larvae ml⁻¹, reared at 25°C and ambient 34 ppt salinity, in six 5l transparent tank with a diet of 1500 µm³ µl⁻¹ of *Tisochysis lutea* (T) and *Chaetoceros neogracile* (Cg). Post-larvae were transferred in up-wellers (7 g total weight ≈ 1850 individuals per unit) on mid-November 2013, reared at 25°C on filtered 1 µm seawater at a flow rate increasing from 5 to 30 l⁻¹ and fed a standard TCg diet (Gonzalez-Araya et al., 2012; Rico-Villa et al., 2006) before their transfer 1.5 month later at a density of ≈ 10 000 spat per bag on the sea bottom at St Anne in the bay of Brest.

In late April 2014, 7500 six-month-old juveniles were firstly acclimatized during 4 weeks in a plastic bag (5 mm square mesh size) fixed on a mooring located in the Chausey Sound Channel, about 2 m below the water surface. On May 27th 2014, the mean length of oysters was equal to 13.4 ± 0.37 mm (mean ± SE) and 15 batches of 500 randomly selected individuals were placed in plastic bags (5 mm square mesh size). Three bags were settled on three experimental sites of each of the chosen habitats (Figure 14b), at low tidal level for the intertidal sites, during 2 months. For this experiment, only the subtidal level of the *G. glycymeris* coarse sands habitat was investigated because of the natural distribution of *O. edulis* in the subtidal zone (Rufino et al., 2010). On July 25th 2014, the batches were recovered and the bivalves were directly frozen at -80°C until laboratory analysis.

b. Biometry and fatty acid analyses of recruits

Length, width, thickness were measured (mm), as well as shell (g) and soft tissues (mg) dry weight, on 10 reared juvenile oysters after acclimation (control) and 24 juveniles collected from each experimental batch (3 sites x 5 habitats). Shell length, width and thickness, defined as the longest dimension along the hinge-margin, antero-posterior and the two valves axis, respectively, were

measured with a digital caliper to an accuracy of 0.01 mm. Tissues and shells for dry weight measurements were freeze-dried for 24h and weighed on a precision balance.

Digestive glands of 12 juveniles per experimental batch were dissected, humid mass estimated and fatty acids (FAs) extraction was done according to a modified method of Bligh & Dyer (1959) as described in Meziane et al., (2006). Saponification and methylation of extracts were done in order to collect total FAs and to permit their quantification by gas chromatography (Leroy et al., 2013). Isotopic ratio analyses were performed with the whole tissue (excluding the digestive gland) of each individual. Each sample was washed during 24h in Milli-Q water and lyophilized. 0.7 mg of dry weight tissue was encapsulated in a tin capsule. Carbon and Nitrogen were reported in ‰ using the standard delta notation ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$).

4. Statistical analyses

The matrix of bivalve species abundances (individuals m^{-2}) and FA relative abundances (%) from all samples, were used to create two triangular matrix based on Bray-Curtis similarity index which were used to generate n-MDS plots (Legendre & Legendre, 1998). Assumptions of homoscedasticity were verified with PERMDISP tests. A 2-way PERMANOVA was then performed to test potential effects of benthic habitats, years and their interaction on bivalve recruits. Differences in the relative abundance of FAs between habitats were tested using a 1-way PERMANOVA. Similarity percentages (SIMPER) analyses were performed on bivalve species abundance and FAs relative abundance to determine similarity index within habitats and to identify which FA contributed the most to differences between groups (Clarke & Gorley, 2006). Those analyses were performed with PRIMER-E v6 software.

The species covariance between benthic habitats was analyzed using a factorial correspondence analysis (FCA). To estimate the proportion of variance in bivalve species assemblages by sedimentary textures of benthic habitats, a redundancy analysis (RDA) was performed (Legendre and Legendre 1998). The statistical significance of the relationship between bivalve species and sedimentary variables was evaluated using a permutation test (9999 permutations). Differences in mean total abundances, specific richness, rare species abundances, as well as mean concentrations, sums and ratios of selected FAs, biometric data and isotopic ratios in each habitat were tested using a 1-way ANOVA followed by a Tukey's HSD post-hoc test. Box-Cox transformations of FA concentration values were performed prior to the analyses in order to achieve normality (Shapiro-Wilk test). In case of non-normality or heteroscedasticity (Bartlett test) of data (raw and transformed), both tested on residues

arising from 1-way ANOVA, a Kruskal-Wallis test was performed and *a posteriori* comparisons made using a Mann-Whitney test. Latest tests were achieved on R software.

Condition index (CI ; Davenport & Chen, 1987) of each *Ostrea edulis* juvenile and its daily growth rate (mm j^{-1}) after 2 months were calculated using biometric parameters measured.

V. RESULTS

1. Assemblages of bivalve recruits at the end of the reproductive season

From a pool of 16 bivalve species collected in the studied habitats, only five of them were dominant ($\geq 5\%$ of total cumulative abundances, all species pooled; by decreasing abundance): *Nucula* sp., *Parvicardium scabrum*, *Goodalia triangularis*, *Lucinoma borealis* and *Timoclea ovata*, whereas the other species were rare ($< 5\%$ of total cumulative abundances, all species pooled; by decreasing abundance): *Glycymeris glycymeris*, *Abra alba*, *Abra tenuis*, *Spisula ovalis*, *Loripes lucinalis*, *Paphia rhomboides*, *Venus verrucosa*, *Ensis ensis*, *Gari depressa*, *Modiolus modiolus* and *Epilepton clarkiae*. When pooling data of the 2 sampling seasons, it appears that some species were restricted to a particular habitat such as *L. lucinalis*, *E. clarkiae*, *M. modiolus* and *V. verrucosa* in *Z. marina* beds, *C. fornicata* banks, maerl beds and subtidal coarse sands, respectively. By contrast, no exclusive species were found in *Lanice* and the intertidal coarse sands habitats (Annexe 1).

Total abundance of bivalves was low and ranged from 15 ± 6 in the *Lanice* beds to 153 ± 35 ind m^{-2} in the slipper-limpet habitat. The recruitment was significantly higher in areas colonized by *C. fornicata* and in subtidal coarse sands than in the *Lanice* habitat and of the intertidal coarse sands ($p < 0.05$) (Figure 15a). In general, the recruitment was lower in intertidal vs subtidal habitats ($p < 0.002$). Also, there were significantly more individuals of rare species in subtidal coarse sands ($p < 0.01$) than in other benthic habitats, except for *Z. marina* (Figure 15b). Results of species richness clearly distinguished 3 groups of benthic habitats. The first one, *C. fornicata* banks and subtidal coarse sands, had about two times more species richness than the second one, composed by *Lanice* habitat and intertidal coarse sands ($p < 0.05$; Figure 15c). Maerl and *Z. marina* beds showed an intermediate level of species richness, which did not differ significantly from others (Figure 15c).

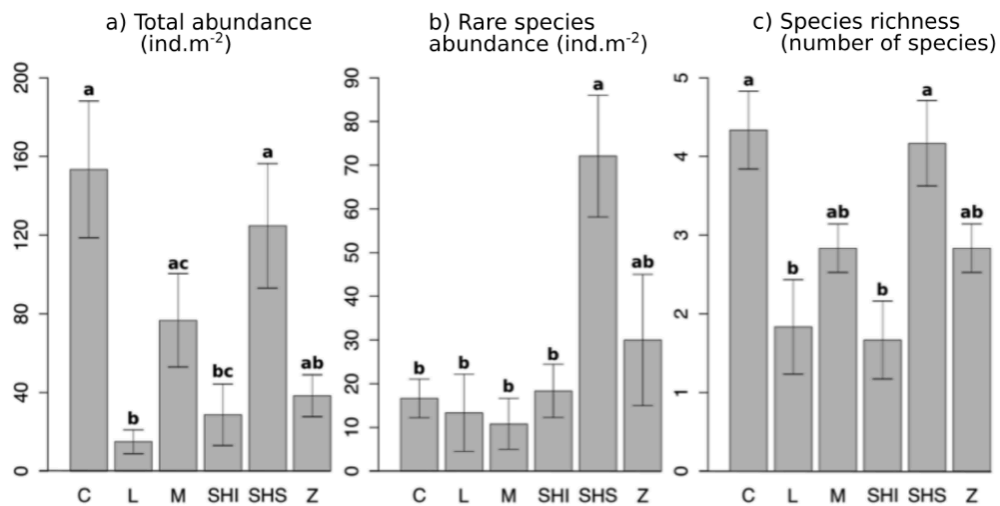


Figure 15 Boxplots of **a.** total abundance of bivalve recruits, **b.** abundances of rare species and **c.** species richness as a function of benthic habitats studied. Letters refer to benthic habitats: Intertidal coarse sands (SHI), Subtidal coarse sands (SHS), *L. conchilega* beds (L), *Z. marina* beds (Z), Maerl beds (M), *C. fornicata* banks (C). Bold letters indicate significant differences ($p \leq 0.05$) between benthic habitats.

The structure of assemblages of bivalve recruits clearly differs between habitats (PERMANOVA, $p = 0.001$) but not between the years, without any interaction between these two factors ($p > 0.05$). Pairwise comparisons tests reveal only significant differences between intertidal and subtidal assemblages ($p < 0.05$). Moreover, the recruit assemblages differed significantly between *Z. marina* beds and both intertidal coarse sands and *Lanice* habitats ($p = 0.041$ and $p = 0.032$, respectively), which were similar ($p > 0.05$).

The n-MDS results showed a clear distinction between sub- and intertidal habitats (Figure 16). The intra-group similarity index was higher in *Z. marina*, *C. fornicata* and maerl beds (50.6%, 44.1% and 42.9%, respectively) in comparison to sub- and intertidal coarse sands and *Lanice* beds (26.5%, 20.2% and 14.7%, respectively) (Figure 16).

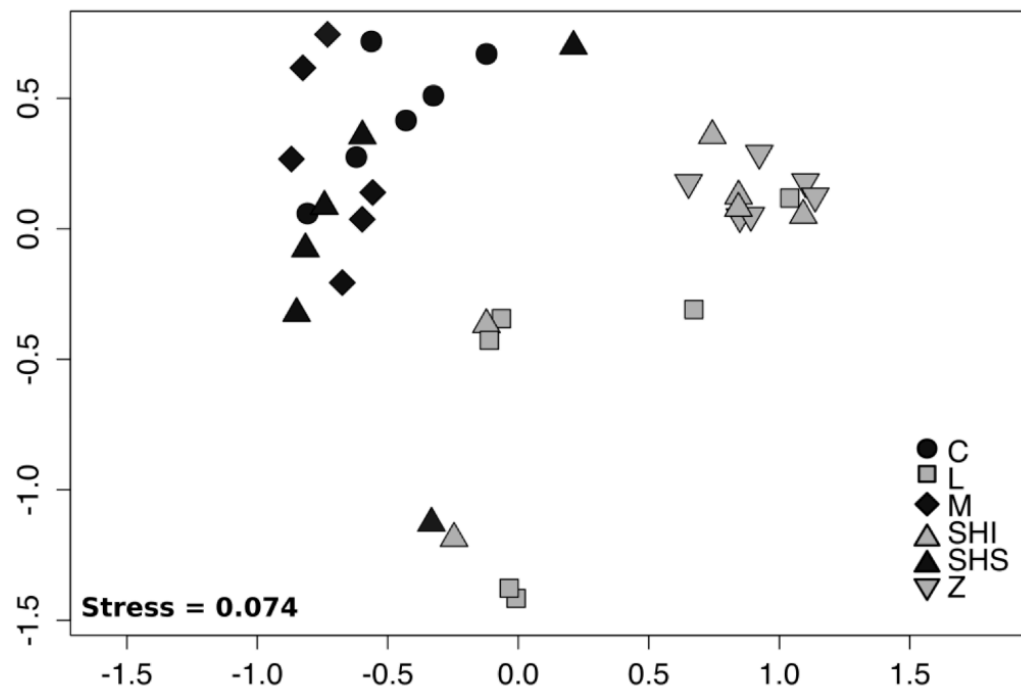


Figure 16 n-MDS ordination plot of Bray-Curtis similarities for all sampling sites with superimposed symbols for benthic habitats: Intertidal coarse sands (SHI), Subtidal coarse sands (SHS), *L. conchilega* beds (L), *Z. marina* beds (Z), Maerl beds (M), *C. fornicata* banks (C). Grey and black symbols represent intertidal and subtidal benthic habitats, respectively.

Covariance between bivalve recruits species was analyzed by using a FCA, where the first three axis explained 56.6% of total variance. Axis 1 (24.4% of the total inertia) distinguishes principally inter- and subtidal habitats with the abundance of *L. borealis*, *L. lucinalis* and *A. tenuis* contributing to 49.0%, 16.6% and 15.2% of the axis 1 total inertia, respectively (Annexe 2). Axis 2 (20.2% of the total inertia) discriminates sites mostly dominated by *G. triangularis*, *Nucula* sp. and *G. glycymeris*, which explained 51.6%, 29.3% and 8.5% of the axis 2 total inertia, respectively (Annexe 2).

RDA results showed that the first two axes explain 72% of the variance of constrained data (Figure 17). Axis 1 is correlated with gravelly sand (17.8%), muddy sands (15.8%), sand (28.8%) and sandy gravel (23.8%), whereas axis 2 is correlated with sandy mud (61.4%) (Figure 17). Only sandy gravel, gravelly sand and muddy sand had a significantly influence ($p < 0.05$) with 60% of the total explained inertia.

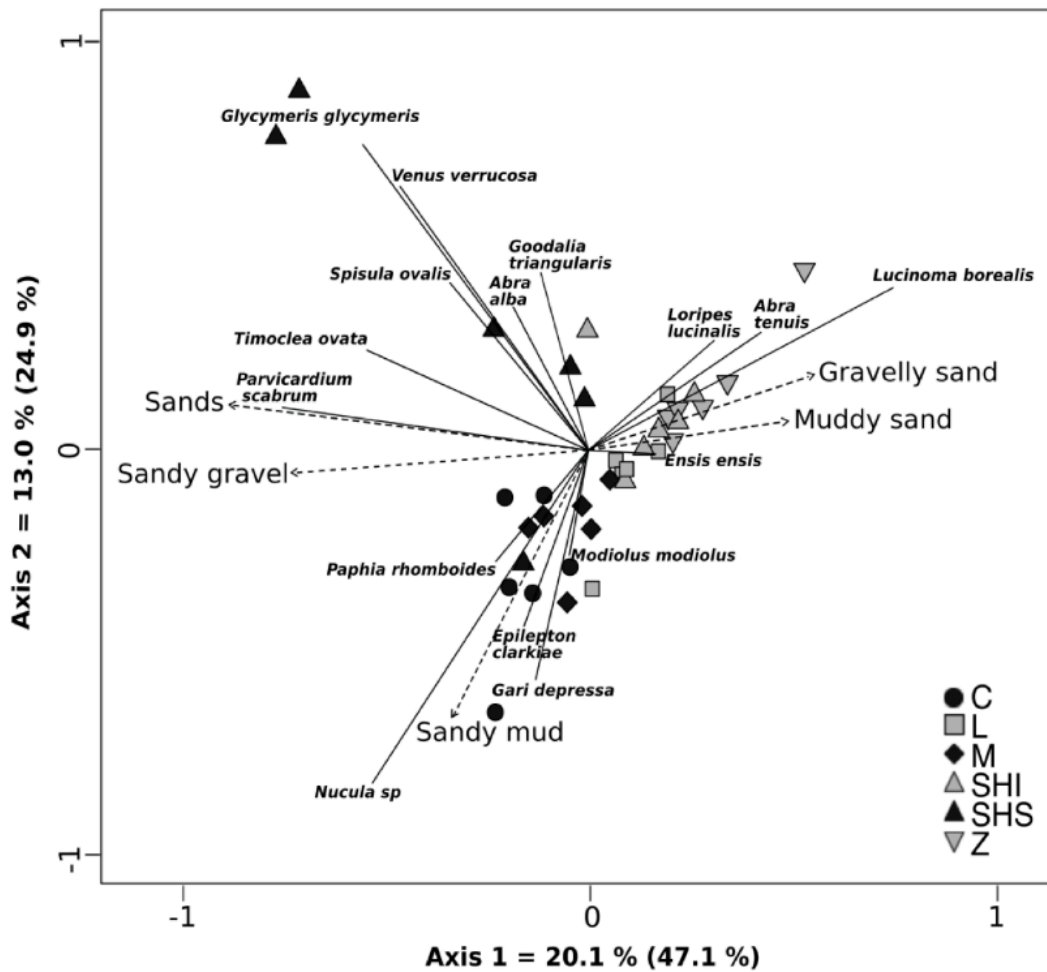


Figure 17 Redundancy analysis (RDA) biplots of bivalve recruit abundances (plain line), in six benthic habitats, constrained to sedimentary textures variables (dotted line). Letters refer to benthic habitats: Intertidal coarse sands (SHI), Subtidal coarse sands (SHS), *L. conchilega* beds (L), *Z. marina* beds (Z), Maerl beds (M), *C. fornicata* banks (C). Grey and black symbols represent intertidal and subtidal benthic habitats, respectively. Percentage inertia: species data and between brackets: species environment relation

2. Growth performance and feeding status of *Ostrea edulis* juveniles

The mean length (27.64 ± 0.5 mm) and thickness (4.97 ± 0.1 mm) of oyster recruits did not differ between the habitat treatments ($p > 0.05$, each). Also, dry shell (1.12 ± 0.2 g) and soft tissues (25.75 ± 1.4 mg) weights were similar between treatments ($p > 0.05$; Tableau 1). Significant differences between treatments were observed ($p < 0.05$) for shell width, ranging from 21.26 ± 0.9 mm in subtidal coarse sands to 26.21 ± 1.3 mm in *Z. marina* habitat (Tableau 1). During the experimental period, the mean daily shell growth rate was equal to 0.24 ± 0.01 mm day⁻¹ and was the same for all habitats. By

contrast, the condition index was significantly higher in subtidal coarse sands (2.98 ± 0.5) than in *Z. marina* beds (1.94 ± 0.1) (Tableau 1).

Tableau 1 Means \pm SE of biometric measures of *Ostrea edulis* juveniles from each benthic habitats: Length (L), Width (W), Thickness (T), shell (M_{shell}) and soft tissues (M_{tissues}) dry weight, Condition Index (CI) and daily Growth Rate (GR). Letters on column labels refer to benthic habitats: Subtidal coarse sands (SHS), *L. conchilega* beds (L), *Z. marina* beds (Z), Maerl beds (M), *C. fornicata* banks (C). Bold letters indicate significant differences ($p \leq 0.05$).

	C	L	M	SHS	Z
<i>L (mm)</i>	26.93 \pm 1.08	28.97 \pm 1.04	27.32 \pm 1.04	26.10 \pm 1.11	28.89 \pm 1.27
<i>W (mm)</i>	25.01 \pm 1.11 ab	25.68 \pm 0.99 a	24.86 \pm 0.96 ab	21.26 \pm 0.95 b	26.21 \pm 1.30 a
<i>T (mm)</i>	4.93 \pm 0.28	5.22 \pm 0.34	4.70 \pm 0.29	4.71 \pm 0.36	5.26 \pm 0.24
<i>M_{shell} (g)</i>	1.11 \pm 0.32	1.37 \pm 0.39	1.09 \pm 0.31	0.89 \pm 0.26	1.17 \pm 0.34
<i>M_{tissues} (mg)</i>	22.8 \pm 0.003	31.4 \pm 0.004	24.9 \pm 0.003	23.6 \pm 0.002	26.0 \pm 0.003
<i>CI</i>	2.27 \pm 0.06 ab	2.24 \pm 0.09 ab	2.38 \pm 0.15 ab	2.98 \pm 0.53 a	1.94 \pm 0.11 b
<i>GR (mm d⁻¹)</i>	0.22 \pm 0.02	0.25 \pm 0.02	0.24 \pm 0.02	0.22 \pm 0.02	0.25 \pm 0.02

Total fatty acids (FA) concentration in the digestive gland ranged from 19.5 ± 0.1 to 32.5 ± 0.1 mg g⁻¹ dry weight in maerl and slipper-limpet beds, respectively (Tableau 2). Also, total FA concentration differed significantly between juveniles settled in both maerl beds and subtidal coarse sands from *C. fornicata* areas ($p < 0.05$). In *Lanice* and *Zostera* habitats, concentration was of intermediate range (Tableau 2). n-MDS results and PERMANOVA analysis show a clear segregation between FA profiles of reared oysters (control) and those of the other treatments ($p < 0.001$) (Figure 18) which were all similar to each other ($p > 0.05$).

Tableau 2 Concentration (mg.g^{-1}) of fatty acids in digestive glands of *Ostrea edulis* juveniles after 2 months growth in five benthic habitats. Letters on column labels refer to benthic habitats: Subtidal coarse sands (SHS), *L. conchilega* beds (L), *Z. marina* beds (Z), Maerl beds (M), *C. fornicata* banks (C). Bold letters indicate significant differences ($p \leq 0.05$) for one FA between benthic habitats

FAs concentration (mg.g^{-1})	C	L	M	SHS	Z
<i>Saturated</i>					
14:0	0.88 ± 0.1	0.73 ± 0.0	0.66 ± 0.1	0.89 ± 0.1	0.65 ± 0.0
15:0	0.26 ± 0.0 a	0.15 ± 0.0 b	0.14 ± 0.0 b	0.16 ± 0.0 b	0.17 ± 0.0 b
16:0	5.40 ± 0.5 a	3.91 ± 0.2 ab	3.39 ± 0.4 b	3.96 ± 0.3 ab	3.90 ± 0.2 ab
17:0	0.38 ± 0.0 a	0.26 ± 0.0 b	0.22 ± 0.0 b	0.25 ± 0.0 b	0.27 ± 0.0 b
18:0	3.25 ± 0.3 a	1.75 ± 0.1 b	1.77 ± 0.1 b	1.99 ± 0.1 b	2.13 ± 0.1 b
Σ Mean SFA	10.3 ± 0.6 a	6.89 ± 0.4 ab	6.28 ± 0.3 b	7.36 ± 0.4 ab	7.22 ± 0.4 ab
<i>Monounsaturated</i>					
16:1ω7	0.91 ± 0.1	0.81 ± 0.1	0.68 ± 0.1	0.87 ± 0.1	0.70 ± 0.0
18:1ω7	1.00 ± 0.1	0.76 ± 0.0	0.71 ± 0.1	0.80 ± 0.1	0.78 ± 0.0
18:1ω9	0.84 ± 0.0 a	0.61 ± 0.0 ab	0.49 ± 0.0 b	0.56 ± 0.0 b	0.63 ± 0.0 ab
20:1ω7	1.82 ± 0.1 a	1.36 ± 0.1 ab	1.05 ± 0.1 b	1.15 ± 0.0 b	1.39 ± 0.0 ab
20:1ω9	0.16 ± 0.0 a	0.10 ± 0.0 b	0.09 ± 0.0 b	0.10 ± 0.0 b	0.10 ± 0.0 b
20:1ω11	0.70 ± 0.0 a	0.49 ± 0.0 ab	0.38 ± 0.0 b	0.41 ± 0.0 b	0.50 ± 0.0 ab
Σ Mean MUFA	5.74 ± 0.1 a	4.31 ± 0.1 ab	3.58 ± 0.1 b	4.07 ± 0.1 ab	4.29 ± 0.1 ab
<i>Polyunsaturated</i>					
16:2ω4	0.06 ± 0.0	0.05 ± 0.0	0.04 ± 0.0	0.06 ± 0.0	0.03 ± 0.0
16:3ω4	0.01 ± 0.0	0.01 ± 0.0	0.01 ± 0.0	0.02 ± 0.0	0.01 ± 0.0
16:4ω1	0.03 ± 0.0	0.03 ± 0.0	0.02 ± 0.0	0.03 ± 0.0	0.01 ± 0.0
18:2ω3	0.05 ± 0.0	0.05 ± 0.0	0.04 ± 0.0	0.05 ± 0.0	0.04 ± 0.0
18:2ω6	0.40 ± 0.0	0.34 ± 0.0	0.27 ± 0.0	0.33 ± 0.0	0.33 ± 0.0
18:3ω3	0.45 ± 0.0	0.38 ± 0.0	0.3 ± 0.0	0.38 ± 0.0	0.34 ± 0.0
18:4ω3	0.60 ± 0.1	0.48 ± 0.0	0.41 ± 0.0	0.52 ± 0.0	0.41 ± 0.0
20:4ω6	1.58 ± 0.1 a	1.11 ± 0.0 ab	0.86 ± 0.0 b	0.94 ± 0.0 b	1.14 ± 0.0 ab
20:5ω3	5.07 ± 0.7 a	3.69 ± 0.2 ab	3.15 ± 0.4 b	3.64 ± 0.4 ab	3.65 ± 0.3 ab
22:2ω6	2.16 ± 0.2 a	1.49 ± 0.1 ab	1.15 ± 0.1 b	1.22 ± 0.1 b	1.63 ± 0.1 ab
22:2ω9	0.30 ± 0.0 a	0.17 ± 0.0 b	0.16 ± 0.0 b	0.18 ± 0.0 b	0.19 ± 0.0 ab
22:4ω6	0.33 ± 0.0 a	0.17 ± 0.0 ab	0.12 ± 0.0 b	0.14 ± 0.0 ab	0.21 ± 0.0 ab
22:5ω3	0.42 ± 0.0 a	0.29 ± 0.0 ab	0.22 ± 0.0 b	0.25 ± 0.0 b	0.29 ± 0.0 ab
22:6ω3	3.80 ± 0.4 a	2.59 ± 0.1 ab	2.14 ± 0.2 b	2.41 ± 0.2 b	2.58 ± 0.1 b
Σ Mean PUFA	16.1 ± 0.2 a	11.4 ± 0.2 ab	9.44 ± 0.1 b	10.8 ± 0.1 ab	11.4 ± 0.2 ab
Σ Mean EFA	10.4 ± 1.0 a	7.39 ± 0.7 ab	6.17 ± 0.6 b	7.00 ± 0.7 ab	7.38 ± 0.7 ab
Σ Mean BFA	0.34 ± 0.0 a	0.24 ± 0.0 b	0.20 ± 0.0 b	0.22 ± 0.0 b	0.25 ± 0.0 b
ω3	10.8 ± 0.6 a	7.83 ± 0.4 ab	6.54 ± 0.4 b	7.57 ± 0.4 ab	7.65 ± 0.4 ab
ω6	4.79 ± 0.2 a	3.34 ± 0.1 ab	2.60 ± 0.1 b	2.88 ± 0.1 b	3.53 ± 0.2 ab
ω3/ω6	2.26 ± 0.1	2.34 ± 0.1	2.51 ± 0.1	2.63 ± 0.1	2.17 ± 0.1
16:1ω7/16:0	0.17 ± 0.0	0.21 ± 0.0	0.20 ± 0.0	0.22 ± 0.0	0.18 ± 0.0
DHA/EPA	0.78 ± 0.0	0.72 ± 0.0	0.71 ± 0.0	0.68 ± 0.0	0.73 ± 0.0
Total FAs	32.5 ± 0.1 a	22.9 ± 0.1 ab	19.5 ± 0.1 b	22.4 ± 0.1 b	23.2 ± 0.1 ab

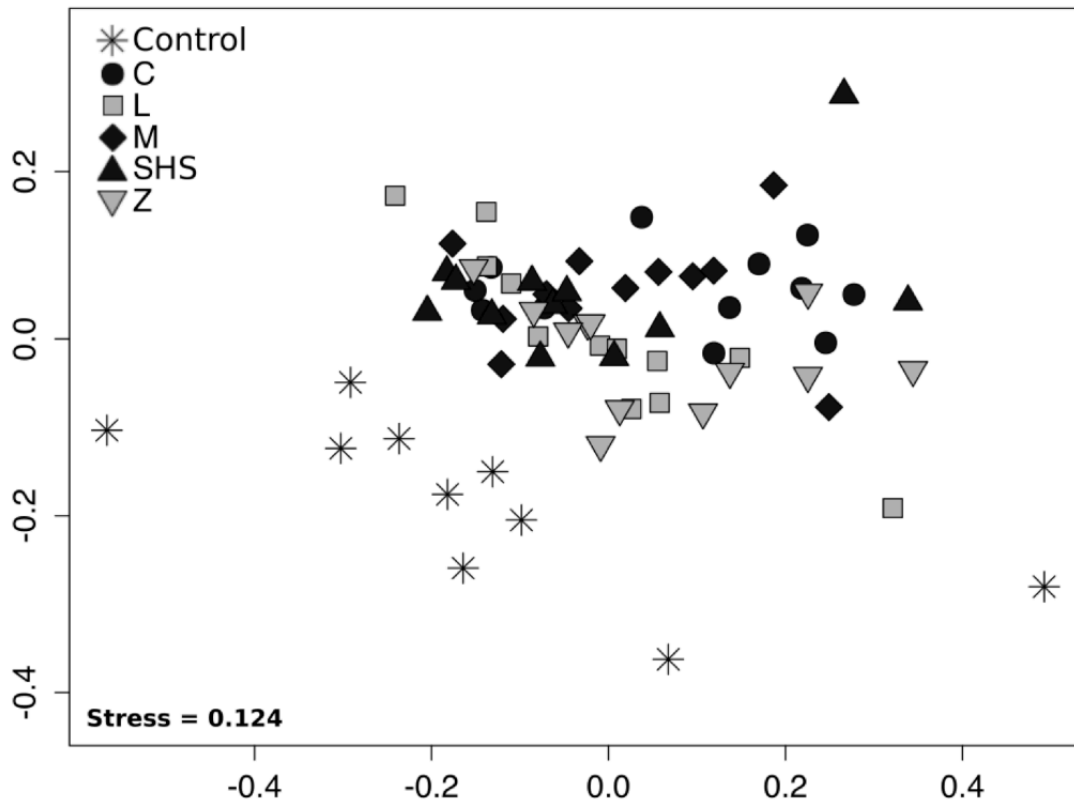


Figure 18 n-MDS ordination plot of Bray-Curtis similarities based on FA compositions of *Ostrea edulis* digestive glands after two months growth in five benthic habitats: Subtidal coarse sands (SHS), *L. conchilega* beds (L), *Z. marina* beds (Z), Maerl beds (M), *Crepidula fornicata* banks (C); and Control refers reared oysters after acclimation. Grey and black symbols represent intertidal and subtidal benthic habitats, respectively

About 48 individual FA were identified in the digestive gland of *O. edulis* juveniles (Tableau 3). Polyunsaturated FA (PUFA) dominated (44.4 to 50.1%) the digestive gland of oyster, with also a high proportion of saturated FA (SFA; 30.0 to 33.1%), monounsaturated FA (MUFA; 17.6 to 21.7%) and a low contribution of branched FA (BFA; 1.01 to 1.09%). The PERMANOVA analysis performed on the relative contribution of all FA does not show significant differences between benthic habitats ($p > 0.05$). The PUFA 20:5 ω 3, 22:6 ω 3, 22:2 ω 6, 20:4 ω 6 and 18:4 ω 3, the SFA 16:0, 18:0 and 14:0 and the MUFA 20:1 ω 7, 18:1 ω 7, 16:1 ω 7 and 18:1 ω 9 were the most abundant FAs (Tableau 2). Subsequent SIMPER analysis revealed that 25 FAs contributed to 90% of the dissimilarities within and between FA profiles of the groups (Tableau 2). The PERMANOVA analysis performed on the concentrations of 25 FAs (Tableau 2) reveals significant differences only between the bivalves settled on the slipper limpet beds and all of the other habitats ($p < 0.014$). The concentration of FAs differed significantly between habitats, with higher values associated to *C. fornicata* and lower values in maerl beds, except for the

14:0, 16:1 ω 7, 18:1 ω 7, 16C and 18C PUFA that were equal between habitats (Tableau 2). In *L. conchilega*, *Z. marina* beds and subtidal coarse sands, FAs concentrations were in intermediate levels from *C. fornicata* banks and maerl beds (Tableau 2). Total SFA, MUFA, PUFA were significantly higher in *C. fornicata* than in maerl beds, and total BFA was also higher in area colonized by the slipper-limpet than in the other habitats (Tableau 2).

Values of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ in *O. edulis* tissues, ranged from $8.60 \pm 0.09 \text{ ‰}$ to $8.90 \pm 0.12 \text{ ‰}$ and $-22.24 \pm 0.15 \text{ ‰}$ to $-21.64 \pm 0.18 \text{ ‰}$, respectively (Annexe 3). No significant differences were found in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values according to habitats ($p = 0.53$ and 0.56 , respectively), thus, mean signature of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ were $8.76 \pm 0.05 \text{ ‰}$ and $-21.84 \pm 0.09 \text{ ‰}$, respectively. In addition, no significant differences in the nitrogen and carbon contents (%) of the oyster tissues were observed between habitats ($p = 0.52$ and 0.62 , respectively) with mean values of $13.27 \pm 0.65\%$ and $46.98 \pm 2.14\%$, respectively.

Tableau 3 Relative contributions (%) of fatty acids in digestive glands of *Ostrea edulis* juveniles after 2 months growth in five benthic habitats. Letters on column labels refer to benthic habitats: Subtidal coarse sands (SHS), *L. conchilega* beds (L), *Z. marina* beds (Z), Maerl beds (M), *C. fornicata* banks (C); and Control refers to reared oysters after acclimation

FAs relative contribution (%)	Control	C	L	M	SHS	Z
<i>Saturated</i>						
12:0	0.04 ± 1.3	0.10 ± 0.0	0.01 ± 0.0	0.09 ± 0.0	0.06 ± 0.0	0.06 ± 0.0
13:0	0.02 ± 0.0	0.02 ± 0.0	0.02 ± 0.0	0.03 ± 0.0	0.04 ± 0.0	0.01 ± 0.0
14:0	3.77 ± 0.0	2.70 ± 0.3	3.13 ± 0.3	3.12 ± 0.2	3.87 ± 0.3	2.76 ± 0.2
15:0	0.71 ± 0.0	0.84 ± 0.0	0.67 ± 0.0	0.76 ± 0.0	0.75 ± 0.0	0.78 ± 0.0
16:0	18.3 ± 0.2	16.7 ± 0.2	17.0 ± 0.3	17.3 ± 0.3	17.9 ± 0.7	16.7 ± 0.2
17:0	1.29 ± 0.0	1.20 ± 0.0	1.16 ± 0.0	1.17 ± 0.0	1.16 ± 0.0	1.17 ± 0.0
18:0	8.36 ± 0.0	10.1 ± 0.7	7.73 ± 0.4	9.42 ± 0.4	9.04 ± 0.7	9.37 ± 0.7
19:0	0.19 ± 1.1	0.20 ± 0.0	0.14 ± 0.0	0.18 ± 0.0	0.17 ± 0.0	0.18 ± 0.0
20:0	0.05 ± 0.1	0.11 ± 0.0	0.08 ± 0.0	0.11 ± 0.0	0.12 ± 0.0	0.09 ± 0.0
Σ Mean SFA	32.8 ± 2.0	32.0 ± 1.9	30.0 ± 1.9	32.2 ± 1.9	33.1 ± 2.0	31.2 ± 1.9
<i>Branched</i>						
15:0iso	0.13 ± 1.2	0.15 ± 0.0	0.14 ± 0.0	0.15 ± 0.0	0.16 ± 0.0	0.16 ± 0.0
15:0anteiso	0.02 ± 0.0	0.04 ± 0.0	0.03 ± 0.0	0.04 ± 0.0	0.04 ± 0.0	0.04 ± 0.0
16:0iso	0.24 ± 5.6	0.20 ± 0.0	0.17 ± 0.0	0.19 ± 0.0	0.17 ± 0.0	0.19 ± 0.0
17:0iso	0.44 ± 0.0	0.44 ± 0.0	0.45 ± 0.0	0.43 ± 0.0	0.41 ± 0.0	0.45 ± 0.0
17:0anteiso	0.12 ± 0.0	0.16 ± 0.0	0.19 ± 0.0	0.16 ± 0.0	0.16 ± 0.0	0.17 ± 0.0
18:0iso	0.04 ± 0.0	0.08 ± 0.0	0.06 ± 0.0	0.09 ± 0.0	0.06 ± 0.0	0.05 ± 0.0
Σ Mean BFA	1.01 ± 0.0	1.09 ± 0.0	1.06 ± 0.0	1.08 ± 0.0	1.03 ± 0.0	1.09 ± 0.0
<i>Monounsaturated</i>						
14:1	0.00 ± 0.0	0.00 ± 0.0	0.00 ± 0.0	0.00 ± 0.0	0.00 ± 0.0	0.00 ± 0.0
16:1ω5	0.12 ± 0.3	0.15 ± 0.0	0.17 ± 0.0	0.20 ± 0.0	0.19 ± 0.0	0.16 ± 0.0
16:1ω7	4.18 ± 2.8	2.79 ± 0.3	3.46 ± 0.3	3.23 ± 0.2	3.75 ± 0.3	2.97 ± 0.2
16:1ω9	0.20 ± 0.0	0.26 ± 0.0	0.17 ± 0.0	0.13 ± 0.0	0.19 ± 0.0	0.13 ± 0.0
17:1ω7	0.51 ± 0.1	0.32 ± 0.0	0.19 ± 0.0	0.25 ± 0.0	0.22 ± 0.0	0.18 ± 0.0
18:1ω5	0.14 ± 0.3	0.15 ± 0.0	0.13 ± 0.0	0.16 ± 0.0	0.15 ± 0.0	0.14 ± 0.0
18:1ω7	4.98 ± 0.0	3.05 ± 0.1	3.29 ± 0.1	3.47 ± 0.1	3.48 ± 0.2	3.35 ± 0.1
18:1ω9	3.12 ± 0.0	2.60 ± 0.1	2.67 ± 0.1	2.58 ± 0.1	2.50 ± 0.0	2.73 ± 0.1
20:1ω7	6.62 ± 1.6	5.63 ± 0.2	5.96 ± 0.2	5.55 ± 0.1	5.18 ± 0.1	6.07 ± 0.2
20:1ω9	0.43 ± 0.1	0.50 ± 0.0	0.46 ± 0.0	0.50 ± 0.0	0.47 ± 0.0	0.46 ± 0.0
20:1ω11	1.34 ± 0.7	2.16 ± 0.1	2.17 ± 0.1	2.04 ± 0.0	1.87 ± 0.1	2.21 ± 0.1
Σ Mean MUFA	21.7 ± 0.7	17.6 ± 0.5	18.7 ± 0.5	18.1 ± 0.5	18.0 ± 0.5	18.4 ± 0.5
<i>Polysaturated</i>						
16:2ω4	0.63 ± 0.0	0.18 ± 0.0	0.21 ± 0.0	0.20 ± 0.0	0.27 ± 0.0	0.14 ± 0.0
16:2ω6	0.07 ± 0.0	0.06 ± 0.0	0.05 ± 0.0	0.04 ± 0.0	0.07 ± 0.0	0.03 ± 0.0
16:3ω4	0.45 ± 0.1	0.05 ± 0.0	0.07 ± 0.0	0.06 ± 0.0	0.08 ± 0.0	0.04 ± 0.0
16:4ω1	0.58 ± 0.0	0.10 ± 0.0	0.12 ± 0.0	0.12 ± 0.0	0.16 ± 0.0	0.07 ± 0.0
18:2ω3	0.81 ± 0.0	0.16 ± 0.0	0.23 ± 0.0	0.20 ± 0.0	0.21 ± 0.0	0.18 ± 0.0
18:2ω6	1.27 ± 1.1	1.24 ± 0.0	1.48 ± 0.0	1.36 ± 0.0	1.46 ± 0.0	1.39 ± 0.0
18:3ω3	1.33 ± 0.0	1.37 ± 0.1	1.68 ± 0.1	1.48 ± 0.0	1.66 ± 0.1	1.44 ± 0.1
18:3ω6	0.19 ± 0.0	0.16 ± 0.0	0.19 ± 0.0	0.18 ± 0.0	0.20 ± 0.0	0.16 ± 0.0
18:4ω3	4.79 ± 0.0	1.80 ± 0.2	2.06 ± 0.1	1.96 ± 0.1	2.22 ± 0.1	1.71 ± 0.1
20:2ω7	0.05 ± 5.0	0.06 ± 0.0	0.03 ± 0.0	0.09 ± 0.0	0.11 ± 0.1	0.00 ± 0.0
20:2ω9	0.11 ± 0.5	0.11 ± 0.0	0.09 ± 0.0	0.10 ± 0.0	0.08 ± 0.0	0.09 ± 0.0
20:3ω6	0.14 ± 5.7	0.20 ± 0.0	0.21 ± 0.0	0.18 ± 0.0	0.21 ± 0.0	0.18 ± 0.0
20:4ω3	0.52 ± 0.0	0.32 ± 0.0	0.43 ± 0.0	0.36 ± 0.0	0.42 ± 0.0	0.36 ± 0.0
20:4ω6	1.60 ± 0.0	4.88 ± 0.1	4.86 ± 0.2	4.57 ± 0.2	4.23 ± 0.2	4.97 ± 0.1
20:5ω3	13.7 ± 0.0	15.3 ± 0.7	16.1 ± 0.6	15.9 ± 0.4	15.9 ± 0.7	15.6 ± 0.9
21:5ω3	1.03 ± 0.0	0.95 ± 0.0	0.97 ± 0.0	0.95 ± 0.0	0.93 ± 0.0	0.98 ± 0.0
22:2ω6	6.61 ± 0.0	6.70 ± 0.4	6.54 ± 0.5	6.21 ± 0.4	5.52 ± 0.4	7.11 ± 0.4
22:2ω9	0.64 ± 0.0	0.92 ± 0.0	0.77 ± 0.0	0.92 ± 0.0	0.81 ± 0.0	0.83 ± 0.0
22:4ω6	3.12 ± 0.4	1.02 ± 0.1	0.80 ± 0.1	0.65 ± 0.0	0.67 ± 0.0	0.92 ± 0.1
22:5ω3	0.76 ± 0.5	1.31 ± 0.0	1.29 ± 0.0	1.19 ± 0.0	1.10 ± 0.0	1.29 ± 0.0
22:5ω6	0.42 ± 0.0	0.51 ± 0.0	0.52 ± 0.0	0.45 ± 0.0	0.51 ± 0.0	0.51 ± 0.0
22:6ω3	5.49 ± 0.7	11.6 ± 0.2	11.3 ± 0.2	11.1 ± 0.3	10.7 ± 0.5	11.1 ± 0.4
Σ Mean PUFA	44.4 ± 0.6	49.1 ± 0.8	50.1 ± 0.8	48.4 ± 0.8	47.7 ± 0.8	49.2 ± 0.8
Σ Mean EFA	20.8 ± 3.5	31.8 ± 3.0	32.3 ± 3.2	31.6 ± 3.2	30.9 ± 3.3	31.7 ± 3.0
ω3	28.5 ± 1.6	32.9 ± 2.0	34.1 ± 2.1	33.2 ± 2.1	33.2 ± 2.0	32.7 ± 2.0
ω6	13.4 ± 0.7	14.8 ± 0.8	14.6 ± 0.8	13.6 ± 0.8	12.9 ± 0.7	15.3 ± 0.9
ω3/ω6	2.46 ± 0.4	2.30 ± 0.2	2.43 ± 0.2	2.49 ± 0.1	2.64 ± 0.2	2.21 ± 0.2
16:1ω7/16:0	0.23 ± 0.0	0.17 ± 0.0	0.20 ± 0.0	0.19 ± 0.0	0.21 ± 0.0	0.18 ± 0.0
DHA/EPA	0.41 ± 0.0	0.78 ± 0.0	0.72 ± 0.0	0.71 ± 0.0	0.68 ± 0.0	0.73 ± 0.0

VI. DISCUSSION

1. Assemblages of bivalve recruits at the end of the reproductive season

The assemblages of bivalve recruits in 6 benthic habitats were investigated at the end of two succeeding reproductive seasons. The abundance and diversity of bivalve recruits clearly differ between inter- and subtidal habitats. In general, intertidal habitats have fewer recruits and are less diversified than subtidal habitats. The most obvious example resides in the comparison of the two bathymetric levels of the coarse-sandy habitats, where there is nearly three times more recruits, four times more of rare species and two times more of species richness value in the subtidal than in the intertidal part. Such results are in agreement with previous studies that have compared macrofaunal assemblages at intertidal and subtidal levels at one particular site (Borja et al., 2009; Dörjes et al., 1986; McLusky et al., 1993; Ysebaert et al., 2003). Several environmental factors explain these differences in macrofaunal assemblages and may have an influence on post-larvae of bivalves. The main factor opposing both bathymetric levels is the aerial exposure (Ysebaert et al., 2003), especially in a diurnal and megatidal system such as Chausey archipelago, which affects drastically sediment properties (e.g. temperature, salinity and oxygen concentration) and animal behaviors (e.g. feeding time, burrowing). Moreover, hydrodynamic pressures, like wave action or storm perturbations make intertidal compartment a more stressful environment than in subtidal, forcing the species to live within their optimal range of distribution (Bouma et al., 2001; Dörjes et al., 1986; Karleskint et al., 2010).

Assemblages of bivalve recruits of the Chausey's benthic habitats can be portrayed by the sediment grain-size composition because it explains at least 60% of the species composition. This result is consistent with previous researches on environmental factors structuring macrofaunic communities, showing that the average grain-size and the particle size distribution are the most important structuring factor for benthic invertebrates (Bloom et al., 1972; Sanders, 1958). For example, juveniles of *G. glycymeris*, *P. rhomboides*, *T. ovata* and *V. verrucosa* recruit on the *G. glycymeris* coarse sand assemblage, natural habitat of the adults of such species (Godet et al., 2009; Trigui, 2009). *V. verrucosa* was only recorded in subtidal area whereas adults are present in the intertidal area (Godet, 2008). This difference could be due to secondary migration processes that did not occur at that sampling time yet or to a non-adequate sampling effort in intertidal areas, which would have required more sediment cores because of lower recruit abundance than in subtidal areas.

Differences in grain-size composition between habitats can be explained by their structure, which can be due to the presence of engineer species. Thus, *C. fornicata*, *Z. marina*, maerl and *L. conchilega*, all known to spatially structure their environment through their rugosity elements (shells, leaves, rigid formations and sandy tubes), are considered as engineer species (Passarelli et al., 2013). Vertical structures provide by these kind of species drastically affect hydrodynamism at the near-bottom level by decreasing shear stress (Katsanevakis et al., 2014; Passarelli et al., 2014). Strength of bottom currents influences directly particle sedimentation, whether they are organic or not, leading to a fine sediment enrichment when currents are low and a bottom dominated by larger particles in high current areas (Sanders, 1958). Silted slipper limpet's banks of Chausey are typical of old colonies, characterized by dense populations, which promote sediment trapping (Blanchard, 1997; Herhold et al., 1998) and so explain the high abundances of species recruits that are typically from muddy sediments, like deposit-feeders (De Montaudouin & Sauriau, 1999), such as *A. alba*, *A. tenuis* and *Nucula* sp., (Creutzberg, 1986; Hughes, 1973). Moreover, Bouma et al., (2001) showed that environments characterized by high hydrosedimentary dynamics directly control the spatial distribution of bivalve recruits by promoting their passive resuspension.

The structuring effect of engineer species on the macrobenthos, regardless if alive or dead organisms, is well documented, especially the increase of both total abundance and species richness of the macrofaunic assemblages (De Montaudouin & Sauriau, 1999; Godet et al., 2008; Grall et al., 2006; Jackson et al., 2004; van der Heide et al., 2012; Wilson et al., 2004). Biogenic structures provide a great physical complexity that creates suitable habitats for numerous taxa (De Montaudouin & Sauriau, 1999) and diversify carbon sources (Grall et al., 2006; Wilson et al., 2004) that enhance biodiversity by improving species richness and abundances compared to the surrounding environment (Blanchard, 1997; De Montaudouin & Sauriau, 1999). At the bivalve recruit scale, *C. fornicata* banks provide the highest species richness and abundance highlighting one new positive influence of this habitat on the recruitment dynamics of bivalves. Thus, structured habitats, directly and indirectly, influence abundance and diversity of bivalve recruits assemblages through their capacity to facilitate the sedimentation of fine particles and post-larval establishment success.

In *L. conchilega* beds both adults and recruits of the typical bivalve species are present (Godet, 2008), but positive influences of engineering species on the bivalve recruitment were not observed in this habitat. When sandy tubes are presented in a threshold density, they can induce a 'skimming flow' at the benthic boundary layer, resulting in the deviation of the main flow above structures and a decrease of flow velocity and turbulence levels through them (Nowell & Jumars, 1984). Experiments conducted with artificial *Lanice* like tube, showed that the achievement of the 'skimming flow' in *L.*

conchilega beds, above 2000 tube m^{-2} (Friedrichs et al., 2000), facilitates fine particle deposition, increases the sediment stability and its organic matter content by stimulating the microphytobenthic compartment (Friedrichs et al., 2000; Passarelli et al., 2012). Surprisingly, the *Lanice* habitat was characterized by the smallest total abundance and among the lowest in term of species richness of the bivalve recruits. Such results suggest a low density of *L. conchilega* preventing benefic effects on the associated fauna. In fact, the population dynamics of this engineer species is strongly influenced by the shellfish farming. In Chausey, the manila clam cultivation decreases *Lanice* density, from 460 ind m^{-2} in non-impacted areas to less than 70 ind m^{-2} one year after seeding (Toupoint et al., 2008), prohibiting the 'skimming flow' initiation and the engineering positive effect (Friedrichs et al., 2000; Passarelli et al., 2012).

In *Z. marina* beds, whose sediment usually contains a high concentration of toxic sulfides (van der Heide et al., 2012), *L. borealis* and *L. lucinalis* recruits are present in high abundances. In fact, *Lucinidae* can dominate the infauna of these anoxic substrata most likely due to their mixotrophic diet. They can shift their feeding behavior from heterotrophic deposit feeding on POM to chemotrophic nutrition with their sulfide-oxidizing endosymbionts that provide carbon metabolites from sulfate (van der Geest et al., 2014; van der Heide et al., 2012). Considering that recruits of these bivalve species are well adapted to those particular conditions, sulfides should act like chemical cues for bivalve young stages (Hadfield & Paul, 2001), by promoting the preferential selection of this habitat rather than others. Maerl habitat, as for *Z. marina*, displays similar photosynthetic and respiratory metabolisms (Martin et al., 2005). *Nucula* sp. dominated bivalve recruit assemblages of maerl beds, thus confirming previous studies of Bosence (1979) and Jackson et al., (2004) on bivalve species associated to maerl assemblages (Carlier et al., 2007; Creutzberg 1986).

Results highlight the prevailing homogeneity in such structured habitats. In fact, more than 43% of similarities in recruit assemblages were found in engineer species compared to flat bottom habitats, which showed a maximum similarity of 27%. Habitat-modifying species are known to increase heterogeneity of the environment where they are established, by transforming flat and two-dimensional landscape to complex and three-dimensional structures (Bruno & Bertness, 2001). However, at the habitat scale, highly complex structures generated by engineer species provide an environmental stability. This is obtained by the reduction of multiple stresses, like the flow velocity or hydro-sedimentary disturbances (Bruno & Bertness, 2001), and permits to set up in time stable and similar communities within habitats. For example, Barnes et al., (2015) compared three macrofaunal assemblages of intertidal seagrass meadows from northeast Atlantic, southwest Indian and southwest Pacific oceans and find taxa and functional group compositions closely similar.

With regards to our results, subtidal *G. glycymeris* coarse sands and *C. fornicata* banks are two distinct habitats, according to their spatial configurations (i.e. in two- and three-dimensions), sedimentary compositions and recruit assemblages, but both provide the adequate environment in term of early stage recruitment efficiency of bivalves in highly hydrodynamic coastal temperate areas. Globally, the bivalve recruitment is intensified and diversified in structured habitats but recruit assemblages are specific of a particular habitat, according to their own hydro-sedimentary characteristics. These unique assemblages could probably result from habitat selection processes (Hadfield & Paul, 2001), by using delay of metamorphosis or performing secondary migrations (byssal-pelagic drifting) (Toupoint, 2012), and differential mortalities of bivalve perimetamorphic stages. More studies are needed to quantify the importance of each process in the composition of bivalve assemblages.

2. Growth performance and feeding status of juveniles

The flat oyster, *Ostrea edulis*, is a native European oyster largely widespread in French coasts. This fast-growing bivalve (Laing & Millican, 1986; Utting, 1988), able to colonize a large number of habitats in shallow coastal waters (Launey et al., 2002; McKenzie et al., 1997), was thus selected here as a perfect model species to assess the role of benthic habitats on bivalve feeding related to recruitment success.

No clear evidence appears on differential growth performances between oysters implanted in the benthic habitats of this study, as no difference in shell growth and tissue weight have been observed after two months of immersion. However, significant differences have been observed in condition index suggesting differential feeding conditions encountered by oyster in relation to habitats. A high condition index means that the shell is filled with a bigger amount of tissue. This may indicate that the organism has allocated more growth in these tissues than in its shell. The temperature and the quality and quantity of trophic resources are the main factors conditioning the *O. edulis* growths (Berntsson et al., 1997; Laing & Millican, 1986; Nerot et al., 2012; Richardson et al., 1980; Utting, 1988). According to this point, the benthic habitats of Chausey seem to provide the same trophic environment. Fatty acid profiles of *O. edulis* sampled at the end of the experiment did not differ between the 5 tested habitats and the FA biomarkers (Dalsgaard et al., 2003; Kelly and Scheibling, 2012; Meziane et al., 1997) show a predominant microalgal diet, as shown by the abundance of specific markers of diatoms (16:1 ω 7 and 20:5 ω 3) and dinoflagellates (18:4 ω 3 and 22:6 ω 3; Dalsgaard et al., 2003; Kelly & Scheibling, 2012), at the archipelago scale. Such a result corroborates those of Perez et al., (2012) who found that *V. verrucosa*, a filter-feeder like *O. edulis* (Bremner et al., 2003),

have the same diet at the archipelagos scale. Moreover, isotopic data show equal trophic level between oysters from different habitats and not any significant differences in carbon signatures between juveniles, which support the hypothesis that their diet is comprised on the same carbon sources. However, even if all oyster seem to have similar food sources, the food availability seem not the same between habitats as the condition index differed. Significant differences in FA concentrations in the digestive glands of oysters recovered from the different habitats were also in accordance with this observation. At the end of the experiment, oysters from *C. fornicata* banks have a greater total FAs concentration, and of the majority of FA classes, compared to maerl beds and *G. glycymeris* coarse sands habitat. The discrepancy in FA quantity can be explained by different intensities of hydro-sedimentary stresses that occur at local scale between habitats, especially when they form complex structures (Gonzales-Ortiz et al., 2014). Among stresses, the benthic boundary layer flows can affect the access of food for bivalves. Nevertheless, this seem a short-term effect, as the fatty acids concentration differences in the digestive glands at the end of the experiment, was not related to growth differences. In fact, Fréchette et al., (1989) explain that the diffusion of phytoplankton is an important mechanism controlling energy flow for benthic suspension feeders. The bivalve filtration can be inhibiting when currents are too much weak or strong, which limit their rate of food assimilation (Kamermans 1994; Newell et al., 2001; Wildish et al., 1992; Wildish & Kristmanson, 1985; Wildish & Saulnier, 1992). Moreover, sediment instability may force bivalves to bury several times into the sediment, which is a major energetic cost (St-Onge et al., 2007; Urban, 1994).

FAs have both important structural and functional roles in cells. PUFAs play a key role in building cell membranes and assist cells responding to external stimuli and oxidation of FAs provides an important source of energy (Dalsgaard et al., 2003; Lee & Patton, 1989; Sargent et al., 1993; Sargent & Whittle, 1981). Nevertheless, the present study does not lead to the conclusion generally found in the literature, stating that high density of *C. fornicata* negatively affects the survival and fitness of bivalve adults, such as *Crassostrea gigas* and *Mytilus edulis* (see review in Thieltges et al., 2006).

The present study clearly shows that benthic habitats associated by engineer species have a more important role for the bivalve juvenile survival than flat habitats. Further works are needed to confront these results with other bivalve models and to test additional factors influencing early-stage recruit's survival, such as the vulnerability of pathogens or inter-specific relationships within a highly fragmented habitat.

VII. CONCLUSION

For the first time in megatidal temperate coastal waters, the nursery function of benthic habitats were studied in terms of renewal of bivalve populations by investigating two steps of their recruitment dynamics. *C. fornicata* banks are the most favorable habitat in term of recruitment efficiency, with regards of the early-recruitment intensity (recruit abundance and diversity) and the survival potential of juveniles. Amongst other habitats, each of them provides some advantages for benthic recruitment, such as sustaining more diversified and abundant assemblages or greater physiological quality for juveniles. Overall, such habitat function is higher in subtidal area than in the intertidal one. Habitats constituted by engineer species, which govern hydrodynamic properties, play a structural role in bivalve recruit assemblages and juvenile survival. Thus, to preserve goods and services that bivalve populations insure, management perspectives must consider the bivalve recruitment as an essential component of the 'reproductive and nursery areas' function of benthic habitats. Moreover, the influence of anthropogenic pressures and climatic changes in the coastal zone are increasing, with cascading effect on the goods and services of related ecosystems (Barbier et al., 2008). Further works are then needed to determine the combined effects of these two stressors at different spatial scales, as in the work Hughes et al., (2015), who demonstrated how climate change (i.e. precipitation) impact the effects of anthropogenic nutrient loading on the nursery function of estuaries, leading to the decrease of offshore flatfish production. Finally, this approach must be integrated in ecosystem-based management models to predict variations of ecological functions and their associated values, in order to facilitate community-based conservation decisions (Barbier et al., 2008; Hughes et al., 2015; Sinclair & Byrom, 2006).

VIII. ACKNOWLEDGEMENTS

Part of the HEIMa (Habitats, species and marine interactions) action program, this research was sustained by the Conservatoire de l'Espace Littoral (CEL) and the Syndicat Mixte des Espaces Littoraux de la Manche (SyMEL), and funded by the Agence de l'Eau Seine Normandie (AESN), the Fondation Total and the Direction régionale de l'environnement, de l'aménagement et du logement (DREAL) de Basse-Normandie. Integrated within the DRIVER workpackage (Determinism of bivalves recruitment under environmental and anthropic constraints), the present study was supported by the Ressources Aquatiques du Québec (RAQ) network. We thank the Centre de Recherche et d'Enseignement sur les Systèmes Côtiers (CRESCO, MNHN, Dinard, France), the experimental station of Argenton (IFREMER, France with special regards to Christian Mingant for oyster rearing), the

Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages Marins de Basse-Normandie, and the professional fisherman Patrick Delacour, for all the technical and logistic supports. We address special thanks to Nicolas Toupoint, the littoral guards Pierre Scolan and Arnaud Guigny and project managers (SyMEL, France) for their help with sampling.

CHAPITRE 2

**Influence de la pêche à pied au râteau et
de la mytiliculture sur bouchots sur le
recrutement des bivalves**

I. RÉSUMÉ

Dans l'archipel de Chausey, la pêche récréative et la conchyliculture sont les deux principales activités anthropiques, et sont dominées respectivement par la pêche à pied au râteau et la mytiliculture sur bouchots. Ces activités se pratiquent sur les zones de sédiments grossiers où les bivalves sont largement représentés. Les effets du ratissage sur l'endofaune sont considérés comme faibles étant donné qu'ils concernent la couche superficielle du sédiment et que les surfaces impactées sont restreintes. La mytiliculture sur bouchots, et notamment les structures mises en place, a des effets sur la dynamique hydrosédimentaire à l'échelle locale en diminuant la force du courant et en favorisant la sédimentation. Ainsi, la mytiliculture entraîne des modifications des communautés benthiques à plusieurs échelles spatiales (du mètre au kilomètre). A ce jour, les études menées sur ces activités concernent majoritairement la macrofaune, mais aucune d'entre elles ne s'intéresse à la phase de recrutement, période cruciale pour l'établissement des communautés d'invertébrés benthiques. Le but de cette étude est d'évaluer l'impact de ces deux activités sur la dynamique du recrutement des bivalves en comparant l'intensité du recrutement primaire (effets à court-terme) et l'efficacité du recrutement (effets à moyen-terme) grâce au prélèvement de recrues dans des parcelles perturbées et de références (parcelles témoins non-perturbées) au cours et à la fin d'une saison de recrutement. Les hypothèses testées sont : (1) la pêche à pied au râteau affecte négativement le recrutement des bivalves, (2) la mytiliculture sur bouchots favorise le recrutement des bivalves. Pour ce faire, la dynamique du recrutement naturel des recrues méiofauniques (< 1 mm) est suivie sur des parcelles de référence et comparée à la dynamique suivie dans des parcelles impactées, du 22 juin au 7 août 2013. De plus, l'assemblage de recrues macrofauniques (2-5 mm) est analysé en fin de saison dans chaque parcelle. Les parcelles impactées par la pêche à pied sont localisées dans une zone protégée où toute pêche est interdite et l'effort de ratissage est réalisé lors des marées de vives eaux afin de représenter au mieux les pressions liées à cette pratique. Les parcelles relatives à la mytiliculture sur bouchots sont positionnées dans une zone où plusieurs concessions mytilicole sont regroupées et s'étendent jusqu'à 1 m autour d'une double rangée de bouchots.

Bien que la structure naturelle de la communauté des recrues méiofauniques soit la même au cours de la saison, elle diffère avec celle des recrues macrofauniques de fin de saison. En effet, les espèces dominantes ne sont pas les mêmes entre ces deux gammes de tailles et plus de 97% des recrues méiofauniques disparaissent au stade macrofaunique. Ces résultats soulignent l'importance des processus post-fixation, notamment ceux liés à la dispersion, puisque le taxon des *Mytilidae* spp.,

représentatif des substrats durs, était dominant au niveau méiofaunique et qu'il n'est pas présent chez les recrues macrofauniques.

Les effets causés par le ratissage sont principalement négatifs car cette activité entraîne une diminution de 50% du recrutement primaire des bivalves et modifie la dynamique des taxa rares. Par exemple, les espèces de la famille des Cardiidae, comme *Cerastoderma edule* qui est une espèce ciblée par cette pratique, ne sont jamais présentes dans les parcelles ratissées. Cependant cette pratique bénéficie à certaines espèces dépositives, comme *Abra tenuis* qui est une espèce caractéristique des sédiments vaseux.

La mytiliculture sur bouchots a pour effet principal d'augmenter l'hétérogénéité à petite échelle de l'habitat dans lequel les pieds sont installés. Cette variabilité des assemblages de recrues dans les bouchots se traduit par une augmentation d'un facteur 2 à 4 de l'abondance de certaines espèces de bivalves et résulte probablement des modifications hydrosédimentaires engendrées par les structures physiques. De plus, le recrutement d'une espèce typique de cette région et d'intérêt commerciale, la pinaire *Venus verrucosa*, est favorisé aux pieds des bouchots pour les deux stades de développement étudiés.

De manière générale, le recrutement primaire total des bivalves était limité et favorisé sous l'effet du ratissage ou des cultures sur bouchots, respectivement. Cependant, dans les deux cas ces effets sont moins visibles à l'échelle des recrues macrofauniques observées en fin de saison, sous l'effet des processus de post-fixation. Ainsi, il serait pertinent de quantifier l'importance de ces processus, plus particulièrement des mécanismes de dispersion post-fixation susceptibles de moduler la distribution des assemblages méio- et macrofauniques.

Influence of intertidal recreational fisheries and ‘bouchot’ mussel culture on bivalve recruitment

Toupoint Nicolas, Barbier Pierrick, Archambault Philippe, McKindsey Christopher W., Winkler Gesche, Meziane Tarik, Olivier Frédéric

Article soumis pour publication dans *Marine Ecology Progress Series*

II. ABSTRACT

In coastal environments, fishing and aquaculture may be important sources of disturbance to ecosystem functioning, the quantification of which must be assessed to make them more sustainable. In the Chausey Archipelago, France, recreational fishing and commercial shellfish farming are the only two evident anthropic activities, dominated by bivalve hand-raking and ‘bouchot’ mussel culture, respectively. The present study evaluates the impact of both activities on bivalve recruitment dynamics by comparing primary recruitment intensity (short-term effect) and recruitment efficiency (medium-term effect) by sampling bivalves in reference (non-disturbed) and disturbed parcels throughout and at the end of the recruitment season, respectively. Specific hypotheses evaluated were that (H1) bivalve hand-raking negatively affects bivalve recruitment and that (H2) ‘bouchot’ mussel culture promotes bivalve recruitment.

Bivalve assemblage structure in reference parcels (i.e. natural pattern), changed between initial and final recruitment, underlining the great importance of early post-settlement processes, and particularly secondary dispersal. In disturbed parcels, total primary bivalve recruitment was inhibited and promoted when submitted to hand-raking and ‘bouchot’ mussel culture, respectively, but the effect on recruitment efficiency was muted for both activities due to post-settlement processes. Nevertheless, the importance of effects that occur during the first step of recruitment should not be minimized as they may still affect bivalve assemblages. Finally, it is highlighted that bivalve ‘hand-raking’ damages all life stages of the common cockle *Cerastoderma edule*, one of the major target species, suggesting that this activity should be managed with more caution than it is currently done.

III. INTRODUCTION

Coastal systems provide a variety of ecosystem services, each of which has some intrinsic value. However, the degree to which each service is valued is a moving target that follows fickle societal values and the idea of limit of acceptable change is clearly a function of the social carrying capacity of an area (McKindsey et al., 2011). Growing anthropogenic pressures are of major concern for managers since all human activities (recreational and commercial) may lead to ecological disturbance, which may be defined as 'any discrete event in time that disrupts ecosystem, community or population structure and changes resources, substrate availability or the physical environment' (Pickett & White 1985). Many coastal environments are currently disturbed by two major activities, fishing and aquaculture, thus highlighting the importance of better understanding the influence and role of these activities in marine ecosystems (Newell, 2004 ; Holmer et al., 2008 ; Dumbauld et al., 2009 ; Smith et al., 2011). In this context, the extent to which these activities influence marine ecosystem functioning is of primary importance as both activities rely on healthy ecosystems.

Over the past few decades, littoral areas have become increasingly used for leisure activities, such as shellfish harvesting, the recent intensification of which raises questions about its impact (Le Berre & Brigand, 2011). This activity mostly concerns harvesting infaunal bivalves, which is most often done using a garden rake. While the use of mobile bottom fishing gear can have large-scale impacts on the ecology of benthic systems (Jennings & Kaiser 1998), the negative effects of manual tools, such as hand-raking (Figure 19a), are mostly short-lived on benthic macrofauna (Kaiser et al., 2001 ; MacKenzie & Pikanowski, 2004 ; McLaughlin et al., 2007), meiofauna (Sherman & Coull, 1980 ; Mistri et al., 2004), and sediment biogeochemical parameters (Falcão et al., 2003 ; Fiordelmondo et al., 2003). In addition, impacts due to this activity are considered to be low as it only affects the superficial zone of bottom sediments (Leitao & Gaspar, 2007), with harvesting typically causing less impact than may storms (Carvalho et al., 2011). Recovery is often rapid, particularly in coarse sediment areas (Collie et al., 2000), with macrofauna recolonizing sediments fairly quickly (Munari et al., 2006) due to redistribution of adults and juveniles (Hall, 1994). Nevertheless, caution should be taken since community responses may vary among sites, dominant species, and sources of disturbance (Whomersley et al., 2010), as well as the frequency (Jennings & Kaiser, 1998 ; Séguin et al., 2013) and the spatial extent of the disturbance (Kaiser et al., 2001).

Extensive mussel farming may affect coastal ecosystems by modifying hydrosedimentary conditions, organic content, sediment biochemistry, biogeochemical fluxes (Richard et al., 2006), and infaunal and epifaunal communities (see review of McKindsey et al., 2011). Biodeposition from farmed bivalves may lead to organic enrichment (Cranford et al., 2009), although related impacts are not always observed (Crawford et al., 2003) as effects are to some degree dependent on local hydrosedimentary

dynamics (Hartstein & Rowden, 2004). Bivalve farming effects also depend on the type of physical structures that are used for bivalve growout. The ‘bouchot’ mussel culture developed in and restricted to France has been shown to have specific hydrodynamic effects, ultimately impacting sedimentation, such that the growout structures (wooden stakes driven into the seafloor in intertidal areas – ‘bouchot’) reduce current flow, increase turbulence, and dampen wave height at various scales (Figure 19b ; Sornin, 1981). To date, only Grant et al., (2012) have examined the effects of a long-established ‘bouchot’ culture in a highly dynamic intertidal system on endobenthic communities. At a meso-scale (km), finer sediments and more heterogeneous infaunal communities were present in mussel farms. At a small-scale (m), abundances of the dominant bivalve species were greater at the foot of ‘bouchot’. As may be predicted for strong hydrodynamic regimes, ‘bouchot’ culture did not appear to impact sediment organic matter, although some evidence of organic loading was observed over short time scales.

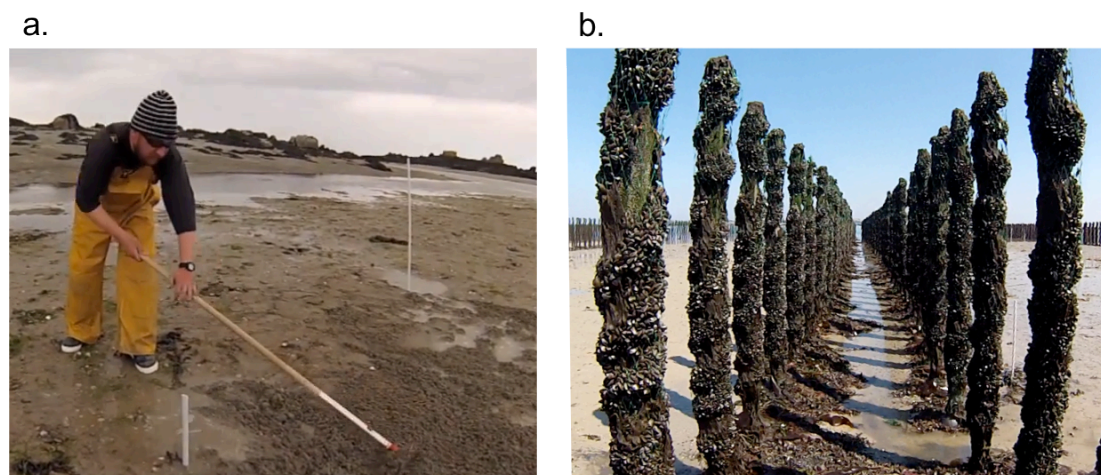


Figure 19 a. Shellfish harvesting using the hand-raking method, and b. Mussel culture on ‘bouchot’, during low tide in the Chausey Archipelago, France

The aim of the present study was to evaluate how anthropic activities influence bivalve recruitment (population renewal), a central aspect of ecosystem functioning that regulates benthic communities (Menge & Sutherland, 1987) that strongly contributes to the demographic resilience of marine systems (Winemiller, 2005). The work was done in the Chausey Archipelago (Normandy, France) because anthropogenic sources of disturbance are much less common there than in other similar coastal environments. This highly dynamic system is located 17 km from the closest coast, where intertidal soft-sediments are mainly composed of coarse sands, a relatively understudied habitat, relative to muddy sandflats, which are characterized by low levels of organic matter. Only two anthropogenic activities are evident in Chausey tidal flats: recreational fishing and commercial shellfish farming, dominated by bivalve hand-raking and ‘bouchot’ mussel culture, respectively. The

present study assessed the influence of both anthropic activities on bivalve recruitment by performing two types of comparative observational experiments. The first experiment was done throughout the recruitment season to evaluate the impact of both activities on recruitment intensity (short-term effect), and the second was restricted to sampling at the end of the recruitment season to assess recruitment efficiency (medium-term effect). We tested the hypotheses that (H1) bivalve hand-raking negatively affects bivalve recruitment and that (H2) 'bouchot' mussel culture promotes bivalve recruitment.

IV. MATERIAL AND METHODS

1. Study Site

This study was done in the Chausey Archipelago, in the 'Normand-Breton' Gulf (English Channel, France; Figure 20). This 4 500 ha archipelago is subject to an extreme tidal range (up to 14 m during spring tides) and is characterized by extensive, but very fragmented, intertidal areas, with 1 410 and 829 ha of sandflats exposed during extreme and mean low water spring tides, respectively (Godet et al., 2009). Commercial and recreational fishing, as well as shellfish farming (Figure 20) - including mussels, oysters and Manila clams since the 90's, are done in the archipelago.

The influence of the two anthropic activities (bivalve hand-raking and mussel 'bouchot' culture) on bivalve recruitment was assessed by monitoring bivalve recruitment dynamics in 2 intertidal areas, located at a similar tidal level (2.25-3.00 m above the chart datum), and corresponded to the most common habitat in this archipelago, i.e. coarse sands dominated by *Cerastoderma edule* and *Glycymeris glycymeris* (Godet et al., 2009).

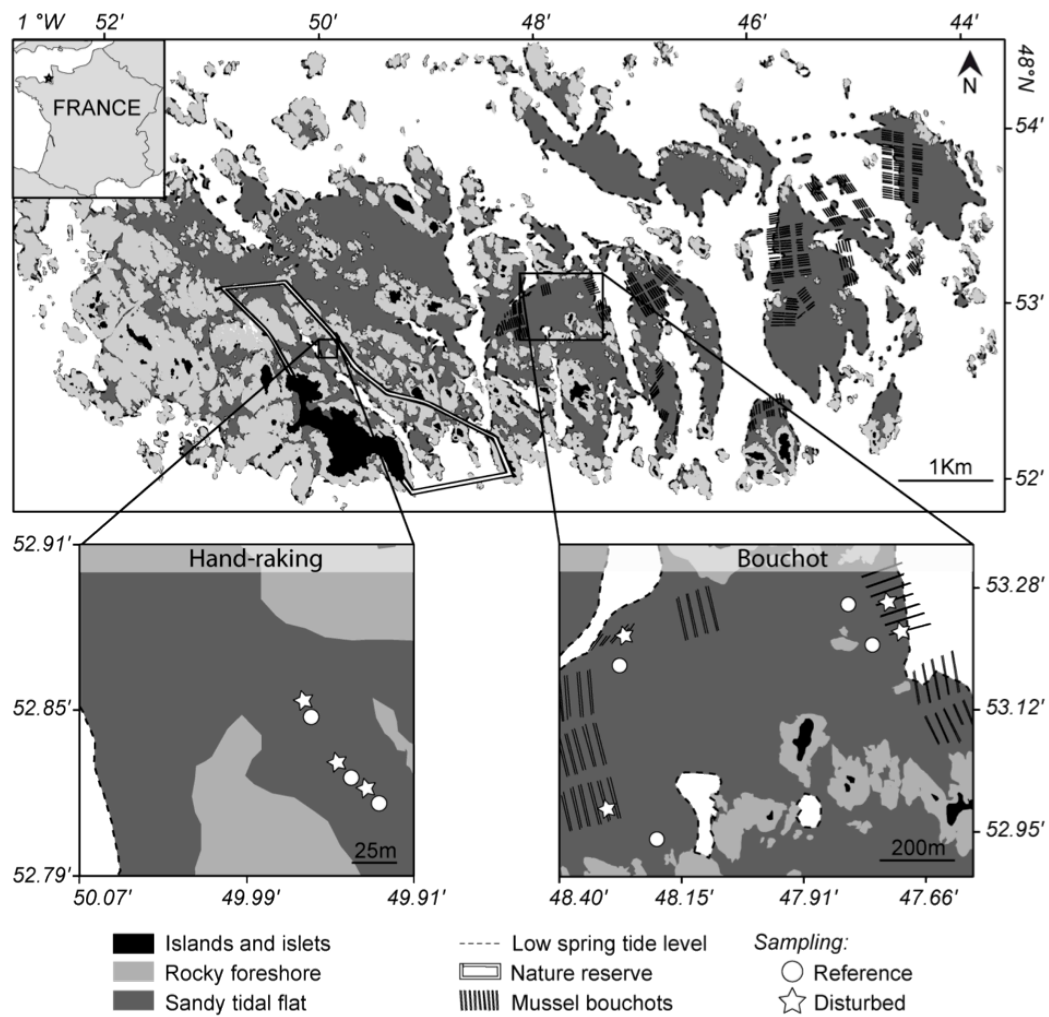


Figure 20 Location and map of the Chausey Archipelago showing the tidal zone, the protected reserve and shellfish farming concessions. Study areas are detailed below showing the sampling stations localization for both 'hand-raking' and 'bouchot' experiments

2. Bivalve hand-raking

The first part of the study was done on a 0.6 ha tidal flat located in a protected area where fishing is prohibited (Figure 20), from the mid- to low-tide levels, corresponding to the natural tidal zone of the target species (cockles and clams) for fishers. Fishing pressure was applied to simulate a typical springtide recreational shellfish harvest by using a 19 cm wide garden rake (ten, 6 cm long teeth, spaced by 1.3 cm, Wolf® DSM19). Three, 3 × 3 m, parcels were raked repeatedly each springtide, during 10 sessions from April 9 to September 5, 2013, to simulate shellfish harvesting methods used in the study area. Parcels were sampled for bivalve recruits just prior to each simulated harvest of experimental areas. All adult bivalves found in disturbed parcels, principally *Cardiidae*

(*Cerastoderma edule*) and Veneridae (*Ruditapes philippinarum*, *Tapes decussatus*, *Polititapes aurea*), were removed from the parcel following each simulated harvest.

3. 'Bouchot' mussel culture

The second part of the study was done on a 37 ha tidal flat where blue mussel (*Mytilus edulis*) aquaculture occurs. In contrast to classic long-line or raft structures (but see McKindsey et al., 2011 for more details), mussels in the Normand-Breton Gulf are cultivated on wooden stakes with ca. 3 m exposed (*i.e.* above the sediments) called 'bouchot', which are spaced by 1 m and arranged in ca. 100 m parallel paired rows separated by ca. 2 m. Farms are organized in series of paired rows, each separated from neighboring rows by ca. 25 m. All samples were taken within 1 m of the paired rows of 'bouchot' as the influence of these culture structures on bivalve abundance has been shown to be restricted to this zone (Grant et al., 2012). Sampling was done in four, 3 x 4 m, parcels distributed in several farms to integrate the natural hydrosedimentary variability due, in part, to both 'bouchot' orientation and exposure (Figure 20). No active shellfish farming operations (*i.e.* harvesting or other manipulations) occurred during the sampling period within cultivated sites, where 1 year-old mussels were growing out.

4. Sampling design

The influence of both anthropic activities on bivalve recruitment was evaluated by assessing the abundance of recruits in disturbed (described earlier) and near-by 3 x 3 m reference parcels; the distance between paired parcels varied from 10 to 12 m for 'hand-raking' to 50 to 130 m for 'bouchot' treatments (Figure 20).

Bivalve meiofaunal recruitment dynamics were monitored throughout the reproductive season by sampling a total 0.018 m² surface (8, 5.4 x 1 cm, diameter x depth, randomly positioned sediment cores) from each parcel during each of 4 sampling dates on June 22-23, July 7-8 and 21-22, and August 6-7, 2013. To the extent possible, cores were analyzed immediately after sampling; the remainder was preserved in 4% buffered formalin until it was sorted. Bivalve macrofaunal recruitment efficiency was assessed at the end of the reproductive season by sampling a 0.15 m² surface (8, 15.2 x 2 cm, diameter x depth, randomly positioned sediment cores) from each parcel from September 18 to 22, 2013. Samples were sieved in the field on a 1 mm square mesh and the retained material fixed in 4% buffered formalin until laboratory analysis.

Temperature kinetics in surficial sediments (first 2 cm) within studied habitats were assessed using temperature loggers (Onset® HOBO® Pro v2; Onset Corp., Bourne (MA), USA) that were placed in sediments in both sampling areas (n = 2) to continually record (8 min frequency) temperature from April to September 2013.

5. Laboratory procedures

a. Meiofaunal recruits

Sediment cores were rinsed through a column of two square mesh sieves (200 and 1 000 μm) and the retained material elutriated according to a method modified from Burgess (2001) that uses a colloidal silica solution to optimize segregation of organic material from sediments. Briefly, retained material was mixed in a 175 ml vial with 150 ml of Ludox® solution (HS-40) on a variable speed vortex mixer. The speed was first set at maximum for 30 sec to ensure homogenization was complete and then slowly decreased to a low level for 4 min 30 sec. In contrast to the method outlined by Burgess (2001), no centrifugation was applied and the supernatant was abundantly rinsed on a 200 μm sieve and placed in pre-filtered (0.7 μm) seawater. This method extracted $86 \pm 11\%$ (mean \pm SE) of bivalve recruits (based on n = 9 entirely sorted samples). Sorting, identifying, and counting of young bivalves were done using a dissecting microscope and Dollfus plate; post-larvae thus obtained were preserved in 75% ethanol. For this study, post-larvae were considered as settled metamorphosed individuals, characterized by well-visible dissoconch shell and/or gills. A high resolution (2 – 54 Mpixels) digital microscope equipped with a 100 – 1000 \times magnitude objective (VHX-2000E with VH-Z100R, respectively, Keyence Corp. Osaka, Japan) was used to identify dominant taxa to the lowest taxonomic level possible.

b. Macrofaunal recruits

To optimize sediment sample sorting and because most post-larvae are expected to reach 2 mm size (length) by about the end of the sampling season (September 18), only the 2 – 5 mm fraction was analyzed. Based on the few studies that have examined bivalve post-larval growth (Chicharo & Chicharo, 2001; Bownes & McQuaid, 2009 ; Andresen et al., 2013), and despite the great variability between and within species, we considered an approximate mean growth rate of $30\ \mu\text{m d}^{-1}$, and a mean size at metamorphosis of 300 μm . Sediment cores were sieved through a column of two rounded mesh sieves (2 and 5 mm) and the retained material sorted to collect bivalves. Post-larvae were counted, identified to the lowest taxonomic level possible, and then preserved in 75% ethanol.

6. Data analysis

For the meiofaunal fraction, taxonomic richness and bivalve recruit abundance (individuals m^{-2}) of total, dominant ($\geq 5\%$ of total cumulative abundances for both treatments), and rare ($< 5\%$ of total cumulative abundances, all taxa pooled) taxa were calculated.

The variation in natural recruitment (i.e. to reference parcels) was evaluated between studied areas ('hand-raking' vs 'bouchot') for the meio- and macrofaunal fractions using a 2-way mixed-model ANOVA and a t-test, respectively. The ANOVA was based on variance components structure – to address issues associated with correlated data and unequal variances – with Area and Date ($n = 4$) as main factors, followed by pairwise contrasts.

The impact of each anthropogenic activity on meio- and macrofaunal recruitment was evaluated separately by comparing reference parcels to their corresponding disturbed paired parcels using 2-way mixed-model ANOVAs and t-tests, respectively. ANOVAs were based on variance components structure with Treatment (reference vs disturbed parcels) and Date as main factors, followed by pairwise contrasts. For the 'hand-raking' experiment, a repeated-measures design was performed with a group effect within Treatment, to consider the variability generated by the recurrent fishing activity.

The assumption of normality was verified using Shapiro-Wilks tests on residuals or raw data, and homoscedasticity by direct observations of residuals or Fisher tests, for ANOVAs and t-tests, respectively. When necessary, data were transformed to meet the assumptions. Finally, the Treatment effect on meiofaunal recruitment in the 'bouchot' experiment was also evaluated by comparing the dispersion from means between reference and disturbed treatments using Fisher tests. All analyses were done using SAS (version 9.2 ; SAS Institute, Cary, North Carolina, USA).

V. RESULTS

1. Environmental data and general recruitment patterns

From April to October 2013, the temperature ranged from 6-28 °C in subsurface sediments and 8-20 °C in surface waters, with a similar seasonal mean of 16-17 °C. During this period, a total of 31 and 5 different taxa were identified as meiofaunal (200 μm -1 mm) and macrofaunal (2 – 5 mm) bivalve recruits, respectively. The abundance of meiofaunal bivalves ranged from 146 ± 48 to 1565 ± 709 ind m^{-2} , with a mean of 613 ± 277 ind m^{-2} over the whole recruitment season (Tableau 4).

At the end of the season, the mean abundance of macrofaunal bivalves was 39 ± 32 ind m^{-2} (means \pm SE, $n = 3$). In general, bivalve recruitment was dominated by mussels (family Mytilidae) although other taxa were also seasonally important (Tableau 4). In this study, Mytilidae spp. do not include the genus *Mytilus* (treated separately), for which post-larvae are characterized by a prominent umbo.

Over the sampling period (late June to early August 2013), average subsurface sediment temperatures were similar in 'hand-raking' and 'bouchot' areas, globally ranging from 15 to 20 °C. Wide thermal ranges were recorded within 24 h periods (maximum of 11 °C in 'hand-raking' and 5 °C in 'bouchot' areas, respectively), such that subsurface sediment warming during emersion was greater in 'hand-raking' than in 'bouchot' areas, with maximum temperatures of 28 and 22 °C, respectively (Tableau 4). Patterns of meiofaunal bivalve recruitment to reference parcels were similar in 'hand-raking' and 'bouchot' areas ($F_{(1,5)} = 5.31$, $p = 0.07$), did not vary as a function of the interaction between Areas and Dates ($F_{(3,15)} = 1.37$, $p = 0.29$), and differed significantly among Dates ($F_{(3,15)} = 4.94$, $p = 0.01$) such that it varied from 327 ± 67 to 928 ± 227 ind m^{-2} in reference parcels for both areas from late June to early August (Tableau 4), reflecting the natural temporal variation in bivalve recruitment. Likewise, the total abundance of macrofaunal recruits did not vary significantly between 'hand-raking' and 'bouchot' areas ($t_{(5)} = -2.26$, $p = 0.07$) and ranged from 9 ± 4 to 28 ± 8 ind m^{-2} in reference parcels for both areas in September (Tableau 4). With a maximum meiofaunal recruitment of 717 ± 118 ind m^{-2} in June 22-23 and a maximum macrofaunal recruitment of 20 ± 4 ind m^{-2} in September 18-19, the mean loss ratio occurring between post-larval ontogeny was evaluated at 97.2 % in reference parcels for both areas.

replicates).

** Mytilidae spp. do not include Mytilus spp. Taxa / species = meiofaunic / macrofaunic bivalve recruits.

		Meiofaunal recruits												Macrofaunal recruits											
		22-23 Jun 2013				07-08 Jul 2013				21-22 Jul 2013				06-07 Aug 2013				18-19 Sept 2013							
Sediment temperature (°C)																									
Hand-raking	15 ± 1	(13 - 20)				17 ± 2	(15 - 24)				19 ± 3	(17 - 28)				20 ± 1	(18 - 24)				18 ± 1	(16 - 21)			
Bouchot	15 ± 1	(14 - 19)				16 ± 0	(16 - 17)				18 ± 1	(17 - 22)				19 ± 0	(18 - 20)				17 ± 1	(15 - 18)			
Recruitment (ind.m ⁻²)		Control		Perturbed		Control		Perturbed		Control		Perturbed		Control		Perturbed		Control		Perturbed					
Hand-raking (n=3)																									
Species richness (24)*		6 ± 1	6 ± 0	6 ± 1	3 ± 1	6 ± 1	4 ± 1	5 ± 1	9 ± 1	4 ± 1	5 ± 0	4 ± 1	2 ± 0	4 ± 1	2 ± 0	2 ± 0	2 ± 0	2 ± 0	2 ± 0	2 ± 0					
Total abundance		928 ± 227	546 ± 63	710 ± 192	255 ± 101	491 ± 114	327 ± 55	400 ± 48	309 ± 96	28 ± 8	46 ± 1	28 ± 8	46 ± 1	28 ± 8	46 ± 1	28 ± 8	46 ± 1	28 ± 8	46 ± 1	28 ± 8					
Mytilidae spp. **		327 ± 63	146 ± 79	273 ± 158	127 ± 66	164 ± 63	73 ± 36	109 ± 32	73 ± 48	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0					
Nucula spp		237 ± 142	94 ± 35	146 ± 79	18 ± 18	36 ± 18	55 ± 0	55 ± 0	55 ± 32	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0					
Abra tenuis		146 ± 48	114 ± 32	36 ± 18	55 ± 0	18 ± 18	18 ± 18	0 ± 0	36 ± 36	14 ± 7	37 ± 1	11 ± 2	9 ± 1	11 ± 2	9 ± 1	11 ± 2	9 ± 1	11 ± 2	9 ± 1	11 ± 2					
Lucinoma borealis		0 ± 0	39 ± 20	0 ± 0	36 ± 18	18 ± 18	55 ± 32	18 ± 18	55 ± 32	11 ± 2	9 ± 1	11 ± 2	9 ± 1	11 ± 2	9 ± 1	11 ± 2	9 ± 1	11 ± 2	9 ± 1	11 ± 2					
Macridae sp1		18 ± 18	18 ± 18	0 ± 0	18 ± 18	73 ± 36	0 ± 0	36 ± 18	36 ± 18	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0					
Loripes lucinalis		36 ± 18	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	72 ± 18	36 ± 18	18 ± 18	18 ± 18	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0					
Rare species (18)		164 ± 32	135 ± 26	255 ± 48	0 ± 0	109 ± 32	91 ± 36	264 ± 63	36 ± 18	2 ± 2	0 ± 0	2 ± 2	0 ± 0	2 ± 2	0 ± 0	2 ± 2	0 ± 0	2 ± 2	0 ± 0	2 ± 2					
Cardidae spp. / Cerastoderma edule		18 ± 18	0 ± 0	91 ± 36	0 ± 0	36 ± 36	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0					
Bouchot (n=4)																									
Species richness (28)*		6 ± 0	9 ± 1	4 ± 1	6 ± 2	5 ± 1	9 ± 1	4 ± 1	6 ± 2	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0					
Total abundance		560 ± 56	1129 ± 203	341 ± 112	848 ± 349	327 ± 67	1078 ± 316	382 ± 44	955 ± 444	9 ± 4	21 ± 1	9 ± 4	21 ± 1	9 ± 4	21 ± 1	9 ± 4	21 ± 1	9 ± 4	21 ± 1	9 ± 4					
Mytilidae spp. **		164 ± 67	476 ± 127	109 ± 63	499 ± 240	96 ± 41	491 ± 156	178 ± 47	546 ± 276	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0					
Mytilus spp.		41 ± 41	96 ± 34	14 ± 14	29 ± 17	14 ± 14	82 ± 35	68 ± 26	55 ± 22	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0					
Nucula sp1		14 ± 14	141 ± 34	41 ± 26	41 ± 14	28 ± 16	69 ± 34	41 ± 26	82 ± 52	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0					
Veneridae sp1 / Venus verrucosa		41 ± 26	29 ± 17	14 ± 14	84 ± 47	41 ± 14	96 ± 14	14 ± 14	14 ± 14	0 ± 0	2 ± 1	0 ± 0	2 ± 1	0 ± 0	2 ± 1	0 ± 0	2 ± 1	0 ± 0	2 ± 1	0 ± 0					
Loripes lucinalis		14 ± 14	86 ± 18	27 ± 27	41 ± 26	0 ± 0	55 ± 32	0 ± 0	41 ± 14	0 ± 0	41 ± 14	0 ± 0	41 ± 14	0 ± 0	41 ± 14	0 ± 0	41 ± 14	0 ± 0	41 ± 14	0 ± 0					
Rare species (23)		287 ± 78	302 ± 80	137 ± 35	154 ± 60	150 ± 84	287 ± 93	82 ± 35	218 ± 95	2 ± 2	14 ± 1	2 ± 2	14 ± 1	2 ± 2	14 ± 1	2 ± 2	14 ± 1	2 ± 2	14 ± 1	2 ± 2					
Lucinoma borealis		14 ± 14	60 ± 44	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	55 ± 39	0 ± 0	96 ± 47	2 ± 2	14 ± 1	2 ± 2	14 ± 1	2 ± 2	14 ± 1	2 ± 2	14 ± 1	2 ± 2	14 ± 1	2 ± 2					
Cardidae spp. / Cerastoderma edule		109 ± 67	45 ± 30	41 ± 26	18 ± 18	27 ± 16	36 ± 36	0 ± 0	0 ± 0	3 ± 3	2 ± 2	3 ± 3	2 ± 2	3 ± 3	2 ± 2	3 ± 3	2 ± 2	3 ± 3	2 ± 2	3 ± 3					
Glycymeris glycymeris		0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	27 ± 16	0 ± 0	14 ± 14	0 ± 0	0 ± 0	3 ± 3	0 ± 0	3 ± 3	0 ± 0	3 ± 3	0 ± 0	3 ± 3	0 ± 0	3 ± 3	0 ± 0					
Abra tenuis		0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0					

2. Bivalve hand-raking

Over the sampling period, the meiofaunal bivalve recruit assemblage in the ‘hand-raking’ area included 24 taxa, with 6 dominant ones accounting for 76% of the total abundance, including, by decreasing mean abundance, i) Mytilidae spp., ii) *Nucula* sp1, iii) *Abra tenuis*, iv) *Lucinoma borealis*, v) Mactridae sp1, and vi) *Loripes lucinalis*. Taxonomic richness was greater in reference than in hand-raked parcels, with a total of 21 and 16 taxa, respectively. Among them, 13 taxa were common to both treatment parcels, while 8 and 3 were restricted to reference and hand-raked treatment parcels, respectively, where they accounted for 11 and 4% of the total abundance of bivalve recruits. Of the taxa restricted to reference parcels, four were cockles, which were pooled as the group “Cardiidae spp.” (Tableau 4) for subsequent analyses and interpretation.

The total abundance of meiofaunal bivalves was significantly (twofold) greater in reference than in hand-raked parcels, with 632 ± 92 and 359 ± 48 ind m^{-2} , respectively (Tableau 5; Figure 21a). Although taxonomic richness and the abundance of dominant taxa were similar between treatments, the abundance of rare taxa varied significantly by Treatment and Date (Tableau 5), ranging from 0 ± 0 to 264 ± 63 ind m^{-2} , with globally higher values in reference than in hand-raked parcels (Figure 21b). In addition, abundances of meiofaunal bivalves and of *A. tenuis* and *L. lucinalis* varied significantly over Time (Tableau 5), with similar patterns for both total and *A. tenuis* abundances, peaking at 737 ± 136 and 130 ± 27 ind m^{-2} in late June, and then decreasing to below 500 and 50 ind m^{-2} after early July, respectively (Figure 21cd). Abundances of *L. lucinalis* were much lower and only peaked in mid-July, with a maximum of 55 ± 14 ind m^{-2} (Figure 21e).

Tableau 5 Results of 2-ways ANOVAs testing the influence of both treatment and date on meiofaunic bivalve recruits (<1mm) parameters during 'hand-raking' and 'bouchot' experiments. Bold p-values indicate significant effect ($p \leq 0.05$)

Experiment	Variable	Treatment		Date		Treatment * Date	
<i>Hand-raking (n=3)</i>		F (1,4)	p	F (3,12)	p	F (3,12)	p
	Species richness	5,90	0,07	2,97	0,07	1,55	0,25
	Total abundance	9,16	0,04	3,51	0,05	0,92	0,46
	Mytilidae spp.	4,31	0,11	1,55	0,25	0,34	0,80
	<i>Nucula</i> sp1	1,76	0,26	1,31	0,32	0,78	0,53
	<i>Abra tenuis</i>	0,10	0,77	7,92	<0,01	0,59	0,63
	<i>Lucinoma borealis</i>	3,27	0,14	0,21	0,89	0,35	0,79
	Mactridae sp1	1,00	0,37	1,00	0,43	2,19	0,14
	<i>Loripes lucinalis</i>	2,77	0,17	4,82	0,02	0,98	0,43
	Rare species (18)	17,34	0,01	0,86	0,49	4,56	0,02
<i>Bouchot (n=4)</i>		F (1,6)	p	F (3,18)	p	F (3,18)	p
	Species richness	4,39	0,08	3,19	0,05	0,69	0,57
	Total abundance	3,63	0,11	2,76	0,07	0,58	0,64
	Mytilidae spp.	3,64	0,105	1,64	0,22	1,56	0,23
	<i>Mytilus</i> spp.	1,55	0,26	1,49	0,25	1,21	0,33
	<i>Nucula</i> sp1	5,58	0,06	0,59	0,63	1,66	0,21
	Veneridae sp1	1,11	0,33	4,11	0,02	1,74	0,19
	<i>Loripes lucinalis</i>	10,39	0,02	1,04	0,40	0,64	0,60
	Rare species (23)	1,43	0,28	2,82	0,07	1,38	0,28
	<i>Lucinoma borealis</i>	8,32	0,03	1,73	0,20	1,48	0,25
	Cardiidae spp.	0,56	0,48	2,46	0,10	0,63	0,61

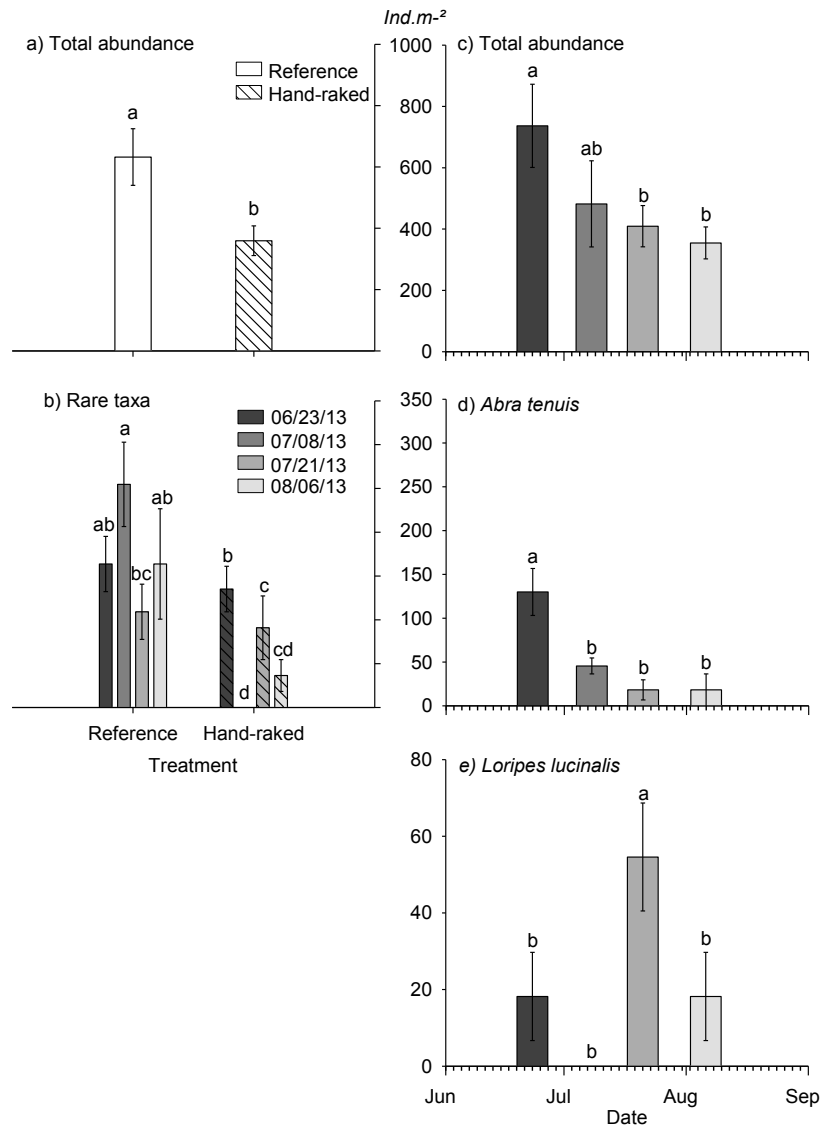


Figure 21 'Hand-raking' experiment. Mean densities (\pm SE) of meiofaunal bivalve recruits as a function of treatment for **a.** total abundances ($n = 12$) and **b.** rare species ($n = 3$), and as a function of date ($n = 6$) for **c.** total abundances, **d.** *Abra tenuis*, and **e.** *Loripes lucinalis*. Letters indicate significant differences ($p \leq 0.05$).

At the end of the season, the assemblage of macrofaunal recruits was composed of 3 taxa, 2 of them (*A. tenuis* and *L. borealis*) being common to both Treatments. *Cerastoderma edule* was restricted to reference parcels (Tableau 4), accounting for 8% of the total abundance in that treatment. There was a trend for total mean macrofaunal abundance being lower in reference than in hand-raked parcels (28 ± 8 vs 46 ± 5 ind m^{-2} , respectively), accounting for 5 and 13% of total mean meiofaunal bivalve abundances, respectively, but this trend was not statistically significant. Taxonomic richness did not differ between treatments but *A. tenuis* abundance was significantly (threefold) lower in reference than in hand-raked parcels (14 ± 7 vs 37 ± 5 ind m^{-2} , respectively; Tables 1, 3).

3. 'Bouchot' mussel culture

Over the sampling period, the assemblage of meiofaunal bivalves included 28 taxa in all 'bouchot' areas examined, with 5 dominant ones accounting for 71% of the total mean abundance, including, by decreasing mean abundance, i) Mytilidae spp., ii) *Nucula* sp1, iii) *Mytilus* spp., iv) Veneridae sp1, and v) *Loripes lucinalis*. The absolute number of taxa observed was similar for both treatments with a total of 23 and 24 taxa in reference and bouchot parcels, respectively. As previously, 19 taxa were common to both treatments while 4 taxa were restricted to reference parcels (including *G. glycymeris* ; Tableau 4) and 5 restricted to bouchot parcels, accounting for 2 and 8% of total bivalve abundances, respectively.

Whereas taxonomic richness, total abundance, and the abundance of rare taxa of meiofaunal bivalves were similar between treatments, the abundances of the rare *L. lucinalis* and *L. borealis* were significantly lower in reference than in 'bouchot' parcels (Tableau 5), with 10 ± 7 vs 56 ± 13 and 3 ± 3 vs 53 ± 19 ind m⁻², respectively, for *L. lucinalis* and *L. borealis* (Figure 22ab). Although mean abundances of all examined taxa were, overall, about 2 to 4-fold lower in reference parcels, corresponding treatment effects were not statistically significant, likely due to high intra-treatment variances among parcels for bouchot treatments (see standard errors in Tableau 4). In fact, standard errors (SE) were significantly (4 to 5-fold) lower in reference than in bouchot treatments for total ($F_{(15,15)} = 14.12, p < 0.0001$), Mytilidae spp. ($F_{(15,15)} = 12.62, p < 0.0001$), and *Nucula* sp1 ($F_{(15,15)} = 3.57, p < 0.02$) abundances. Taxonomic richness and Veneridae sp1 abundance varied significantly through the season (Tableau 5) such that taxonomic richness decreased (Figure 22c) from late June (7 ± 1) to early August (5 ± 1), and the abundance of Veneridae sp1 recruits significantly increased from 35 ± 15 to a maximum of 68 ± 14 ind m⁻² in mid-July and then dropped to 14 ± 9 ind m⁻² in early August (Figure 22d).

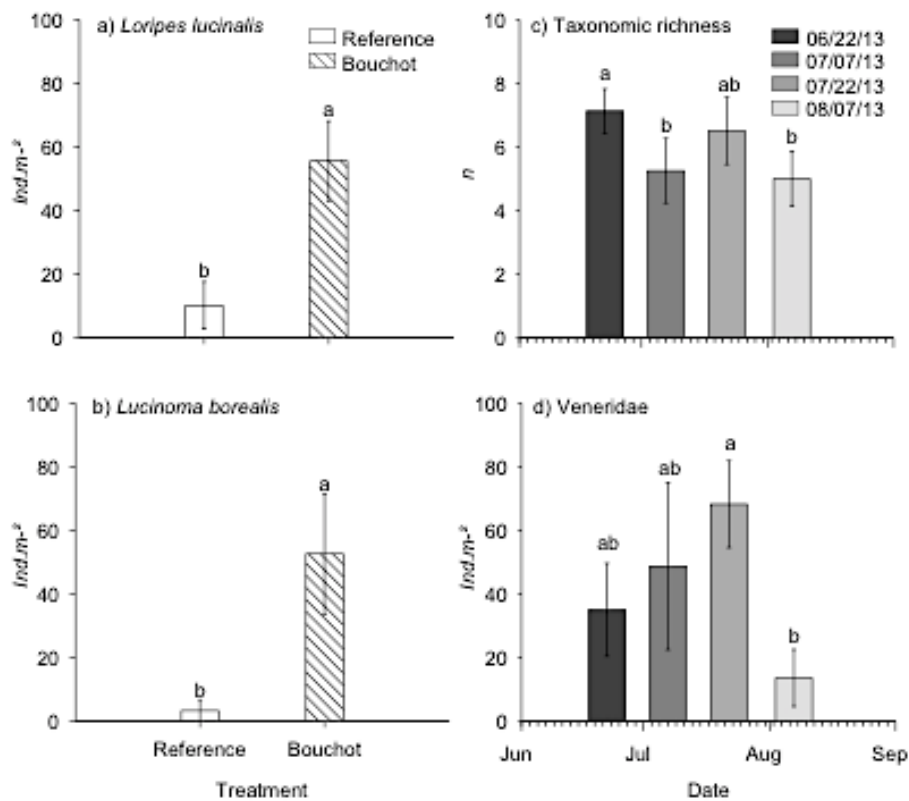


Figure 22 ‘Bouchot’ experiment. Mean densities (± SE) of meiofaunal bivalve recruits as a function of treatment (n = 16) for **a.** *Loripes lucinalis* and **b.** *Lucinoma borealis*, and as a function of date (n = 8) for **c.** the number of species and **d.** *Veneridae* sp1. Letters indicate significant differences ($p \leq 0.05$).

At the end of the season, the macrofaunal assemblage of bivalve recruits included 5 taxa, the two most abundant of which were common to both treatments, including, by decreasing mean abundance, i) *L. borealis* and ii) *C. edule*. The warty venus, *Venus verrucosa*, and *A. tenuis* were restricted to bouchot parcels, where they accounted for 17 and 8% of the total abundance, respectively. In contrast, the dog-cockle, *G. glycymeris*, was found only in reference parcels, accounting for 40% of the total abundance in this treatment (Tableau 4). Total mean macrofaunal bivalve abundance was lower in reference than in bouchot parcels (9 ± 4 vs 21 ± 7 ind m⁻²), accounting for only 2% of the mean meiofaunal abundance observed at the seasonal scale. Although taxonomic richness and total and specific abundances did not differ between treatments (Tableau 6), overall *L. borealis* abundance was nonetheless 7-fold lower in reference than in bouchot parcels (Tableau 4). Again, lack of significant differences between treatments for this species are likely due to high intra-treatment variances, with observed SEs in reference parcels being significantly (5-fold) lower than those in bouchot parcels ($F_{(3,3)} = 32.00$, $p = 0.02$; Tableau 4).

Tableau 6 Results of t-Tests testing the influence of treatment on macrofaunal bivalve recruits (2-5 mm) parameters during ‘hand-raking’ and ‘bouchot’ experiments. Bold p-values indicate significant effect ($p \leq 0.05$)

Experiment	Variable	Treatment	
<i>Hand-raking (n=3)</i>		t₍₄₎	p
	Taxonomic richness	-1.41	0.23
	Total abundance	2.00	0.12
	<i>Abra tenuis</i>	2.77	0.05
	<i>Lucinoma borealis</i>	-0.23	0.83
<i>Bouchot (n=4)</i>		t₍₆₎	p
	Taxonomic richness	0.47	0.65
	Total abundance	1.48	0.19
	<i>Lucinoma borealis</i>	0.99	0.36
	<i>Cerastoderma edule</i>	-0.65	0.56

VI. DISCUSSION

1. General recruitment pattern

The study areas (‘hand-raking’ and ‘bouchot’) were chosen because they settled on the same benthic habitat, i.e. coarse sands dominated by the bivalves *C. edule* and *G. glycymeris*. Temperature monitoring confirmed that organisms living in tidal flats are submitted to high temperature variations (Perez et al., 2013), which may reach 11° C within a 24 h period. Bivalve recruitment and composition of the assemblage of dominant taxa were similar in reference treatments, thus indicating a common recruitment pattern in this habitat. Interestingly, the structure of bivalve assemblage changed between initial and final recruitment as common dominant recruiting meiofaunal (< 1 mm) taxa (*L. lucinalis*, Mytilidae, and *Nucula* sp1) did not remain dominant, being replaced by other species at the macrofaunal recruit (2 – 5 mm) stage such as *C. edule* and *L. borealis*. Similar shifts also occurred for dominant taxa that were uncommon to both areas, likely due to variation in small-scale environmental conditions.

The observed taxonomic composition and turnover through the recruitment season highlight the great importance of early post-settlement processes, including mortality (i.e. predation, starvation, competition) and active and/or passive post-larval dispersion (Olivier et al., 1996 ; Palmer et al., 1996 ; Hunt & Scheibling, 1997 ; Olivier & Retière, 1998) to the success of bivalve recruitment. All mechanisms combined, the overall loss ratio evaluated during the post-larval period exceeded 90%, in accordance with the rates observed in previous classic studies on the subject (Thorson, 1950 ;

Pedersen et al., 2008). In highly dynamic environments, such as Chausey, hydrosedimentary dynamics may strongly influence the spatial patterns of early recruitment by modulating both settlement and post-larval resuspension (Bouma et al., 2001). Moreover, for juvenile bivalves, Norkko et al., (2001) suggested that dispersal is potentially of greater importance than mortality over small and meso spatial-time scales, and highlighted the importance of behavior by recording a decoupling between dispersal and sediment bedload transport. In fact, settled bivalve post-larvae may undertake secondary dispersal by crawling on the substratum or by secreting a byssal thread that displaces them in the water column and increases their buoyancy in benthic boundary layer flows (Sigurdsson, 1976 ; Beukema & de Vlas, 1989 ; De Montaudouin et al., 2003 ; Shanks & Shearman, 2011). Drifting bivalve post-larvae may actively control their vertical position by producing byssus and/or opening their valves to different extents (De Montaudouin, 1997). Although the dispersal mechanisms involved are likely site- and species-specific, the turnover of juvenile bivalves on tidal flats may be quite rapid to constant, and even occur constantly (Hunt et al., 2007). The capacity to disperse may benefit post-larvae to avoid habitat deterioration, select a more suitable habitat for the next life stage (Commito et al., 1995), and/or return to adult populations when primary settlement has occurred on less suitable substrates (Armonies, 1994 ; Olivier et al., 1996 ; Olivier & Retière, 1998 ; Hiddink, 2003).

In the present study, Mytilidae spp. constitutes an interesting case study as they were the dominant meiofaunal (< 1 mm) recruiting taxa. Although Mytilidae are mostly associated with hard substrates at the adult stage, they also exhibit post-metamorphic recruitment to soft sediments. This strategy may contribute to population renewal in soft-bottom mussel beds (Commito et al., 2005), but such habitat did not occur in this study site. In addition, Mytilidae spp. disappeared during post-larval ontogeny as they were totally absent from the macrofaunal (2-5 mm) fraction. Even if mortality (due to predation, starving and/or competition) may be responsible for this disappearance, settled juvenile mussels may further disperse from their initial habitat, with the suggestion that most drifting individuals are in the 1-2 mm size range (Newell et al., 2010). Together, observations by Norkko et al., (2001), the general importance of byssal-drifting as a dispersal mechanism in mytilids (De Blok & Tan-Maas, 1976 ; Sigurdsson, 1976 ; Lane et al., 1985), and results from the present study strongly support the primary-secondary settlement hypothesis (Bayne, 1964 ; Buchanan & Babcock, 1997 ; Alfaro, 2006), suggesting that it is an adaptive strategy during post-larval ontogeny with major changes in substrate preference. Given that the patterns between meio- and macrofaunal fractions for *Nucula* sp1, *Loripes lucinalis*, *Mytilus* spp., and Mactridae sp1 were similar to that of Mytilidae spp., secondary migration may be hypothesized to also occur for these taxa. Further studies are needed to assess the relative importance of this phenomenon for the population dynamics of these bivalves.

2. Bivalve hand-raking

We show that typical springtide bivalve hand-raking practices have a major impact on the bivalve assemblages during the first steps of recruitment, by largely reducing the abundance of overall meiofaunal recruits, particularly on those of mussels. This fishing pressure reduced overall meiofaunal bivalve recruitment by about 50% without influencing temporal dynamics, as recruitment decreased similarly from June to August in both reference and hand-raked parcels. While harvesting did not affect dominant taxa, it did impact the quantity and recruitment dynamics of rare taxa. To a large extent, the shift in the taxonomic composition of bivalve recruits was due to hand-raking reducing the recruitment of most taxa, although the recruitment of several taxa seemed to have been enhanced by the activity (3 taxa were restricted to hand-raked parcels). This difference in early bivalve recruitment may be due to taxa-specific sensitivity to raking (i.e. Coffen-Smout & Rees, 1999 ; Chicharo et al., 2002) and/or to habitat selection by larvae and post-larvae for disturbed sediments (i.e. Griffiths et al., 2006 ; Van Alstyne et al., 2011). Despite these early life-stage effects, variations in bivalve post-larval ontogeny seemed to have negated these effects as fishing-related impacts on the total abundance of macrofaunal bivalve recruits (2-5 mm) were not evident. This overall effect may be attributed to major changes that occur between developmental stages, including drastic losses of total abundance (91%) and taxonomic richness (87%), thus highlighting the notion that post-settlement processes (intra- and interspecific interactions, mortality, secondary migration) play significant roles in population regulation and community organization of soft-sediment benthos (Olafsson et al., 1994).

Although the overall effect of hand-raking was largely found to be unimportant as the recruitment of most taxa to the macrofaunal stage was not impacted or even increased by the activity, an impact was observed for bivalves in the family Cardiidae, including the common cockle, *C. edule*, for which no recruitment was observed in hand-raked parcels but was in reference ones. This observation is in agreement with those by Piersma et al., (2001) and Beukema & Dekker (2005), who found that a single suction-dredging event impacted cockle populations and recruitment in Wadden Sea 4 to 6 years later, and suggests that the activity may lead to cockle recruitment failure in bivalve fishing areas. Indeed, harvesting seems to negatively impact this species at three levels by: i) removing all adults larger than the legal landing-size as this is one of the major target taxa, ii) drastically reducing the abundances of under-sized individuals (Kaiser et al., 2001), and iii) strongly limiting population renewal (present study). Thus, the potential recolonization of such recurrently disturbed areas by > 5 mm *C. edule* would likely result largely from juvenile and/or adult dispersal (Günther, 1992) due to active or passive processes (Olivier & Retière, 1998 ; Hunt, 2004 ; Anta et al., 2013). Ultimately, the deleterious effect on the common cockle may also affect local ecosystem functioning since this

suspension-feeding species play a major role in the link between primary producers and higher trophic levels (Morgan et al., 2013).

In addition, a positive anthropogenic effect was evident for the macrofaunal developmental stage of *Abra tenuis*, one of the dominant species of bivalve recruits in this experimental area and one of the dominant adult bivalves in the surrounding higher habitat, defined as “*Arenicola marina* sands” (Godet et al., 2009). This species is reported to have either direct (Dekker & Beukema, 1999 ; Holmes et al., 2004) or lecithotrophic development (Nott, 1980 ; Bachelet, 1989), which is presumed to be an evolutionary adaptation to dispersive environments, thus minimizing their offshore transport from their high intertidal habitat (Pedersen et al., 2008). *A. tenuis* recruits at 200-220 µm, has a 1-2 year lifespan, and exhibits slow growth that is limited to only the spring and summer, such that they attain a shell length of about 1 mm at 1 year, and a 10 mm maximal size (Bachelet, 1989). Patterns of spatial distribution are similar for juveniles and adults, even though juvenile populations may establish at lower tidal levels, particularly following severe winters (Dekker & Beukema, 1999). In the present study, macrofaunal *A. tenuis* (2-5 mm) were probably adults rather than recruits of the year and may have originated from a population that settled lower in the intertidal zone than in their typical habitat during the previous summer (2012). The great concentration of adult *A. tenuis* on hand-raked parcels highlights their capacity to disperse and select disturbed areas, and may be related to the quality/quantity of the organic matter in surface sediments as this species is a deposit-feeder (Hughes, 1973) and is most commonly associated with organically rich mudflats (Holmes et al., 2004). Kaiser et al., (2001) observed a trend of decreasing grain size and increased organic content of sediments 14 days after raking disturbance and Van Alstyne et al., (2011) showed that shellfishers’ pools (resulting from sediment destructure) promote nutrient releases originating from sediment porewater.

3. ‘Bouchot’ mussel culture

Although statistically significant effects on meiofaunal bivalves due to ‘bouchot’ culture were not common, overall and taxa-specific recruitment was 2- to 4-fold greater in these areas relative to reference ones, suggesting that bivalve recruitment was enhanced by this activity. This is in agreement with observations by Grant et al., (2012), who found the greatest abundances of the dominant bivalve observed in that study, *Goodallia triangularis*, in the vicinity of ‘bouchot’. The absence of statistically significant effects was likely due to greater intra-treatment variability in the ‘bouchot’, implying that mussel farming creates habitat heterogeneity at a very small spatial scale. This phenomenon may be related to modified hydro-sedimentary dynamics due to culture structures installed in the benthic boundary layer, thus modulating the distribution of macro- and meiofaunal assemblages (Eckman et

al., 1981 ; Jumars & Nowell, 1984). Such increased variability in community structure (beta diversity) could be an indicator of stress (Warwick & Clarke, 1993) and, more importantly, an early-warning signal of a critical transition of a system submitted to disturbance (Séguin et al., 2013). Incidentally, infaunal macrobenthic assemblages were observed to be more heterogeneous in 'bouchot' than in reference sites (Grant et al., 2012). The modification of the spatial structure of meiofaunal bivalves due to anthropogenic disturbances is in agreement with work by Boldina et al., (2014), who suggested that such alteration may have important consequences for ecosystem functioning by modifying predator search behavior. Globally, changes in meiofaunal assemblages may modify interactions between macrofaunal species and, consequently, their impact on ecosystem properties (Piot et al., 2014).

Recruitment at the foot of the 'bouchot' was enhanced for 2 species of Lucinidae, *L. lucinalis* and *L. borealis*, both of which are reported as being short-lived (estimated to 4.9 years for *L. lucinalis* ; Veloso et al., 2007) and that reach 20 and 39 mm maximal shell length, respectively. Both are mixotrophic chemiosymbiotic bivalves, which may rely on heterotrophic deposit-feeding and/or chemoautotrophic production, thus uptaking particulate organic matter and sulfides, respectively, in sediment porewater (Dando et al., 1986 ; LePennec et al., 1995 ; Taylor & Glover, 2006). Very little information is available concerning the larval/post-larval development of these species (Le Pennec & Beninger, 2000), but recent studies provide evidence of a horizontal transfer of symbiotic bacteria (Roeselers & Newton, 2012 ; Espinosa et al., 2013), which may occur during post-metamorphic development (Gros et al., 1997). Given the available information, it may be hypothesized that meiofaunal Lucinidae post-larvae preferentially colonize reduced-systems to acquire sulphide-oxidizing bacteria, which are more abundant in areas with a greater concentration of sulphides, such as areas impacted by benthic organic loading in mussel farms (Newell, 2004 ; McKindsey et al., 2011). This strongly suggests a local organic enrichment around 'bouchot', although further analyses are needed to confirm this supposition in the highly dynamic study system of coarse and permeable sediments (Grant et al., 2012 and references therein).

As for bivalve hand-raking, the influence of 'bouchot' mussel culture was not long-term and disappeared during bivalve post-larval ontogeny, which resulted in great losses with respect to total abundance (98%) and taxonomic richness (85%). Nevertheless, a negative anthropogenic effect may occur for both meiofaunal and macrofaunal developmental stages of *G. glycymeris*, for which recruitment was inhibited in the farms. As for *A. tenuis*, macrofaunal individuals may not correspond to recruits of the year, but rather to juveniles because this long-lived species (up to 192 years; Reynolds et al., 2013) is reported to reach 2 mm only by the first winter, mature at 40 mm, and have a

maximum shell length of 56 mm (Blanchard, 1985). Very little information is available concerning the recruitment of the dog-cockle, but juveniles of this species may be hypothesized to be maladapted to thrive in the environment created by 'bouchot'. Conversely, a positive anthropogenic effect was recorded for adult *A. tenuis* such that only macrofaunal recruits were observed for this species, and that they were restricted to 'bouchot' parcels. Together, these observations highlight the capacity of 1 year-old individuals to disperse and to select mussel farming areas, which are commonly characterized by enhanced organic loading and/or a sediment grain-size reduction (McKindsey et al., 2011). Likewise, Grant et al., (2012) observed that benthic community structure in 'bouchot' areas is more tightly related to the presence of finer sediments than it is in reference sites.

Another positive anthropogenic effect of 'bouchot' farming is the enhanced recruitment of *V. verrucosa*. Of great recreational and commercial interest along European coasts, the warty venus is a slow growing and long-lived species (15-20 years), which exhibits a 5 mm shell length at the first winter, becomes mature at 20-30 mm, and reaches a maximal size of 60-70 mm (Djabali & Yahiaoui, 1978 ; Popovic et al., 2013). Knowledge on the ecology of peri-metamorphic stages of this species are scarce, but the observation that recruitment is restricted to 'bouchot' parcels may be related to local organic enrichment and/or a sediment grain-size reduction but also to hydrodynamic modifications (i.e. energy dampening) brought about by these structures (Sornin, 1981). For example, Perez et al., (2013) hypothesized that hydrosedimentary stresses (particularly due to high wave amplitudes) may inhibit feeding processes and thus the growth of adult *V. verrucosa*. In addition, Bouma et al., (2001) suggested that at least parts of areas in highly dynamic environments must be sufficiently stable and free of strong hydrodynamics to limit resuspension processes to ensure the early recruitment of bivalve populations. With lower filter-feeding capacity and a higher vulnerability to sediment erosion, juvenile warty venus may benefit from the 'breakwater' effect created by 'bouchot'.

VII. CONCLUSION

Total primary bivalve recruitment was inhibited or promoted when submitted to hand-raking and 'bouchot' mussel culture, respectively. By contrast, the effect of these activities on recruitment efficiency was muted: between-treatment differences in total meiofaunal bivalve abundances disappeared through bivalve ontogeny as a consequence of post-settlement processes. This highlights the complexity of assessing anthropogenic impacts on the biologically complex process of bivalve recruitment. Notwithstanding this, the importance of effects that occur during the first step of recruitment should not be minimized as they may affect bivalve assemblages over larger spatial scales (i.e. recruit availability for other habitats) and the wider ecosystem (Menge & Sutherland, 1987). In

addition, intertidal coarse sediment habitats are subject to important hydrodynamic forces that constantly modify surficial sediment, potentially masking biotic interactions (Thrush et al., 1996) and the impact of temporally or spatially discrete disturbances (Collie et al., 2000). In this context, the anthropogenic effects described in the present study are likely less pronounced than they may be in more sheltered systems, such as mudflats, although this hypothesis requires complementary studies to be validated. Even if macrofaunal recruit abundances were not impacted by 'bouchot' culture and hand-raking, several individual taxa were impacted, such that the recruitment of the warty venus and *Abra tenuis* was facilitated whereas that of the common and the dog cockles was inhibited. The enhanced recruitment of deposit feeders (representative of fine organically rich sediments; Jumars & Nowell, 1984) and impaired recruitment of suspension feeders in disturbed areas suggest that the mechanisms involved in the anthropogenic disturbances are related to modifications of the local scale hydrosedimentary dynamics. Finally, although the overall influence of 'bouchot' mussel culture is somewhat ambiguous (it may act as a reserve for young recruits), the fact that bivalve 'hand-raking' damages all life stages of one of the major target species (*C. edule*) suggests that the activity, typically considered to have low impact, should be managed with more caution than is currently done.

VIII. ACKNOWLEDGEMENTS

Part of the HEIMa (Habitats, species and marine interactions) action program, this research was sustained by the Conservatoire de l'Espace Littoral (CEL) and the Syndicat Mixte des Espaces Littoraux de la Manche (SyMEL), and funded by the Agence de l'Eau Seine Normandie (AESN) and the Fondation Total. Realized within the DRIVER module (Determinism of bivalves recruitment under environmental and anthropic constraints), the present study was supported by the Ressources Aquatiques du Québec (RAQ) network. We address special thanks to the littoral guards and project managers (SyMEL, France), to the technical staffs of the Centre de Recherche et d'Enseignement sur les Systèmes Côtiers (CRESCO, MNHN, Dinard, France), and also to students (MNHN, Paris, France) for their crucial help in the field. Finally, we thank the local mussel farmers (Société d'Exploitation Conchylicole Lapie Chausey H et M, SCEA and La moulière de Chausey, SCEA.) for allowing us to work in their concessions.

CHAPITRE 3

Variabilité qualitative et quantitative de l'environnement trophique des recrues de bivalves

I. CONTEXTE

La ressource trophique est un des facteurs majeurs structurant les écosystèmes, car la disponibilité, la qualité, la quantité et l'accès à cette ressource déterminent en partie la présence ou l'absence des espèces, l'abondance des organismes et les interactions entre les différentes composantes des réseaux trophiques (Wiegert & Owen, 1971). Les producteurs primaires (organismes dont la production de matière organique est autotrophe) sont à la base des réseaux trophiques des écosystèmes et sont consommés par des herbivores et omnivores des échelons trophiques supérieurs. En milieu marin côtier, les organismes qui participent à la production primaire sont largement dominés par les micro- et macroalgues. Les microalgues, et particulièrement les diatomées, sont responsables de la majorité de la production du dioxygène et de la séquestration du dioxyde de carbone atmosphérique. Elles produisent, à l'échelle de la planète, autant de carbone organique que l'ensemble des forêts tropicales réunies (Armbrust, 2009). Les microalgues sont des composantes des compartiments pélagique et benthique et correspondent respectivement au phytoplancton et au microphytobenthos. Les écosystèmes côtiers sont particulièrement contrôlés par la production primaire car la biomasse des autotrophes photosynthétiques et leur productivité est la plus importante (Figure 23). Ceci s'explique par le fait que les masses d'eau côtières sont largement enrichies en nutriments issus des terres émergées et transportés par les rivières (Borum & Sand-Jensen, 1996 ; Nixon, 1995 ; Pearl, 1997). Ainsi, la réponse des eaux côtières aux variations des concentrations en nutriments se traduit par des modifications de la structure et de la biomasse des communautés phytoplanctoniques (Landry et al., 1997).

Les producteurs primaires, qu'ils soient benthiques ou pélagiques, vivants ou non, participent en grande partie à la composition de la matière organique particulaire (MOP), en plus d'autres composantes telles que les bactéries hétérotrophes, le zooplancton et la matière détritique (Bodineau et al., 1999). La MOP est consommée par des organismes benthiques suspensivores, déposivores ou mixtes. A cet égard, les bivalves, qui constituent dans les zones tempérées une part importante de la biomasse et de l'abondance des assemblages benthiques (Cugier et al., 2010 ; Thorin et al., 2001), sont sensibles dans leur développement à la qualité de cette ressource trophique puisque celle-ci conditionne les différentes étapes cruciales de leur vie comme la croissance, la maturation, la fécondité des adultes, la flottabilité, la fixation et la métamorphose des larves (Berntsson et al., 1997; Harii et al., 2007 ; Laing & Millican, 1986; Nerot et al., 2012; Richardson et al., 1980 ; Thiagarajan et al. 2002 ; Tremblay et al. 2007 ; Utting, 1988 ; Pernet et al. 2004). Ainsi, pour décrire précisément les variations de la qualité et de la quantité de la ressource trophique des bivalves, facteur de modulation

du renouvellement des populations, il est nécessaire d'utiliser une combinaison de techniques et d'analyses complémentaires de pointe.

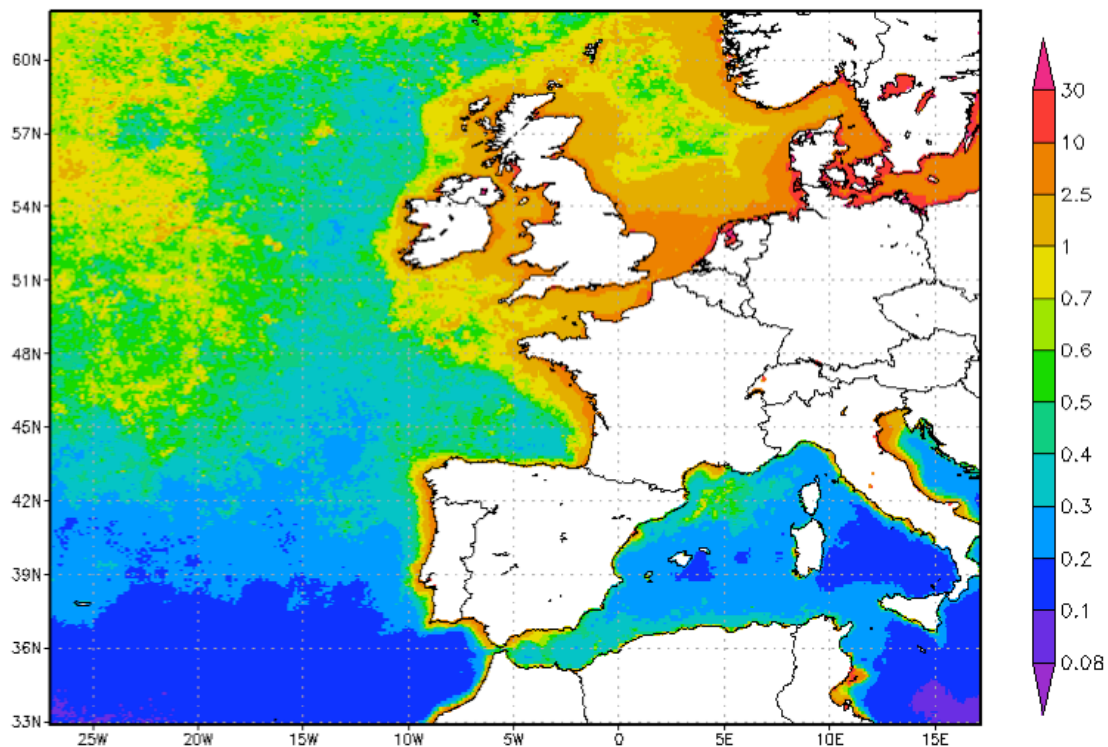


Figure 23 Concentration mensuelle moyenne (mg m^{-3}) de la chlorophylle *a* de surface de janvier 2013 à décembre 2014 des côtes européennes. Carte générée à partir des données de la NASA (National Aeronautics and Space Administration) - GIOVANNI Ocean Colour Radiometry online visualization and analysis (http://gdata1.sci.gsfc.nasa.gov/daac-bin/G3/gui.cgi?instance_id=ocean_model)

Un des moyens de quantification de la production primaire est la mesure de la concentration en chlorophylle *a* ; largement utilisée de par la simplicité de sa mesure et par sa capacité à fournir un estimateur fiable de la biomasse des producteurs primaires (Arrigo et al., 2011 ; Falhey & Knapp, 2007 ; Johnson & Martiny, 2015).

Initialement, la cytométrie en flux était une méthode automatisée de comptage cellulaire permettant un décompte plus rapide et précis qu'un comptage manuel par microscopie optique. Outre la rapidité d'acquisition des résultats, cette méthode permet notamment de compter des cellules d'une taille inférieure à $2 \mu\text{m}$ et une distinction de grands types cellulaires, comme les eucaryotes, cyanobactéries et bactéries hétérotrophes, grâce à leur propriété autofluorescente ou *via* un marquage avec un fluorochrome (Figure 24 ; Falhey & Knapp, 2007 ; Li, 1994 ; Marie et al., 2005 ; Veldhuis & Kraav, 2000).

L'analyse des isotopes stables est une méthode largement employée pour répondre à des questions de définition de niche écologique, de composition de régime alimentaire, de processus de migration, et de manière générale, pour l'étude du fonctionnement des réseaux trophiques (Fry, 2006; Bouillon et al., 2012). En écologie, les isotopes stables des atomes de carbone et d'azote sont principalement utilisés car ils sont présents dans tous les organismes et ils apportent des informations complémentaires. En effet, le rapport des isotopes stables du carbone (^{12}C et ^{13}C), noté $\delta^{13}\text{C}$, varie dans les producteurs primaires en fonction de la source de carbone inorganique utilisé lors de la photosynthèse et des voies de synthèse empruntées (C3 ou C4 ; Fry, 2006). La valeur de $\delta^{13}\text{C}$ dans les tissus animaux reflète celui de leur source de nourriture (De Niro & Epstein, 1978). Le rapport isotopique des atomes d'azotes (^{14}N et ^{15}N), noté $\delta^{15}\text{N}$, donne une indication de la position trophique des consommateurs car un facteur d'enrichissement, typiquement entre 2 et 4‰, est appliqué sur la source (Fry, 2006). Ainsi l'utilisation combinée de ces deux isotopes permet de faire le lien entre tous les organismes et fournit des informations qualitatives sur les transferts de matière au sein d'un réseau trophique.

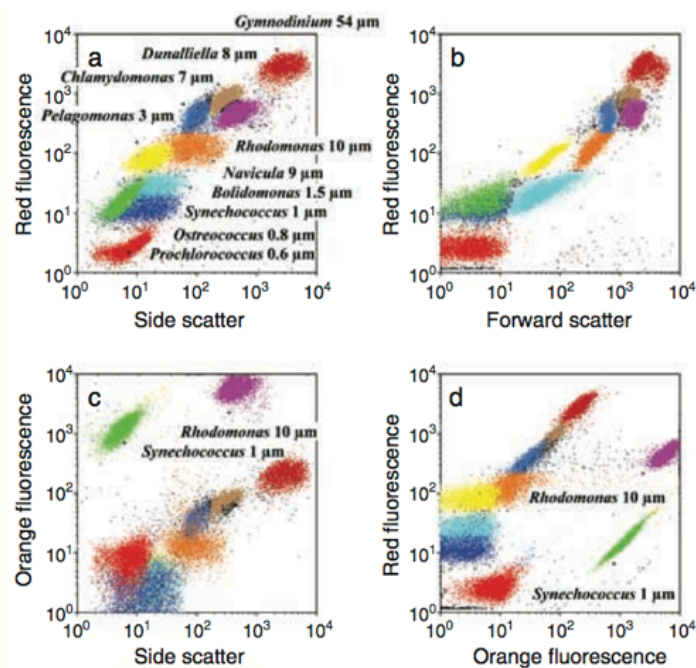


Figure 24 Cytogrammes d'un mélange de huit souches d'eucaryotes photosynthétiques et de deux souches de cyanobactéries de culture, analysées par cytométrie en flux, en utilisant la fluorescence naturelle de la phycoérythrine (orange) et de la chlorophylle (rouge). Extrait de Marie et al., 2005

Les lipides font partie des constituants de base de la matière du vivant. Ils constituent un groupe de substances hétérogènes insolubles dans l'eau mais solubles dans des solvants. Les lipides sont divisés en plusieurs grandes classes dont les constituants principaux sont les acides gras (Budge et al., 2006 ;

Lee & Patton, 1989). Ces derniers sont la forme la plus simple des lipides et sont les précurseurs des phospholipides, constituants principaux des membranes plasmiques cellulaires (Lee et al., 2006). Les acides gras sont stockés et transportés sous formes de triglycérides, et leur oxydation par les mitochondries permet la libération de l'énergie nécessaire pour assurer les diverses fonctions cellulaires (Lodish et al., 2005). Les acides gras sont les molécules essentielles à la formation des cellules chez les animaux et sont la principale source d'énergie métabolique, notamment chez les larves de bivalves, (Bergé & Barnathan, 2005 ; Delaunay et al., 1992 ; Gallagher et al., 1986 ; Holland, 1978 ; Waldock & Holland, 1978). Les animaux marins, s'ils ont la capacité de synthétiser des acides gras saturés (SFA ; aucune double liaison entre les atomes de carbone) et mono-insaturés (MUFA ; une double liaison), ont, pour la plupart, une capacité limitée à biosynthétiser *de novo* des acides gras poly-insaturés (PUFA ; au moins deux doubles liaisons). Les acides gras sont nommés de la manière suivante : A:B ω C, avec A le nombre de carbones, B le nombre de double liaisons, ω le sens de numérotation des doubles liaisons relatif au groupement méthyl terminal (Δ est l'autre sens de numérotation relatif au groupement carboxylique terminal) et C la position de la première double liaison. La voie classique de biosynthèse des acides gras débute par la formation d'acides gras saturés 16:0 et 18:0 à partir de l'acetyl-CoA. Par la suite une série d'élongation et de désaturation s'opère sur la chaîne de carbone et ce en fonction des enzymes, élongase et désaturase, présentes chez les différentes espèces. La différence majeure entre les producteurs primaires et les autres organismes est la présence de désaturases Δ 12 et Δ 15 qui permettent la création d'intermédiaires métaboliques primordiaux : les acides linoléique (18:2 ω 6, LA) et α -linoléique (18:3 ω 3, LNA ; Dalsgaard et al., 2003 ; Figure 25). A partir de ces précurseurs, les acides gras eicosapentanoïques (20:5 ω 3, EPA), docosahexaénoïques (22:6 ω 3, DHA) et arachidoniques (20:4 ω 6, AA) sont métabolisables grâce à une succession d'élongations et de désaturations (Figure 25). Ces acides gras sont définis comme étant essentiels (EFA) pour les organismes marins car leur capacité de synthèse est restreinte, ainsi leur acquisition résulte uniquement de l'alimentation (Dalsgaard et al., 2003). Bien qu'en général les EFA ne soient pas synthétisés par les organismes marins, d'où leur qualificatif d'essentiel, quelques études ont montré que des larves et recrues de bivalves pouvaient synthétiser *de novo* les acides gras AA et EPA (Da Costa et al., 2012 ; Da Costa et al., 2015 ; Neveian et al., 2003 ; Waldock et al., 1984). Cependant, il n'est pas démontré que cette seule biosynthèse d'EFA subvienne aux besoins métaboliques des bivalves, suggérant ainsi la nécessité d'un apport exogène *via* l'alimentation (Da Costa et al., 2015).

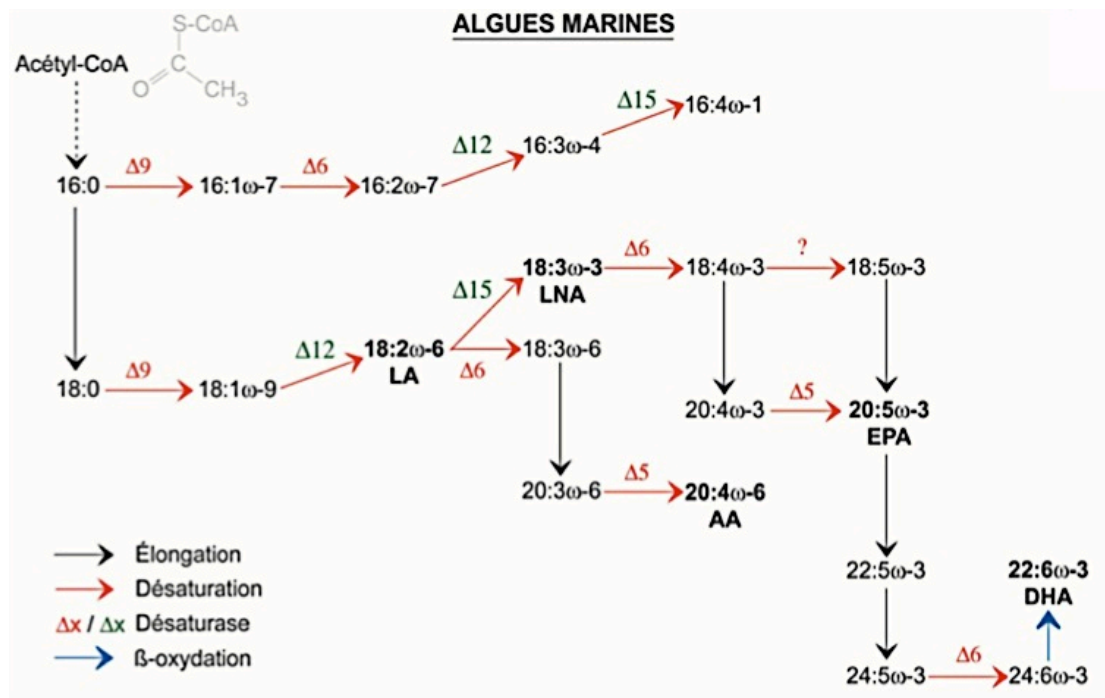


Figure 25 Voies de biosynthèse des acides gras essentiels dans les algues marines. Extrait de Toupont (2012) et adapté de Dalsgaard et al. (2003) et références associées. LA: acide linoléique ; LNA : acide α-linolénique ; AA : acide arachidonique ; EPA : acide eicosapentanoïque ; DHA : acide docosahexaénoïque.

Certaines espèces ou groupes taxonomiques ont la capacité unique de synthétiser d'acides gras particuliers, pouvant être utilisés comme biomarqueurs de ces espèces pour permettre leur identification dans l'environnement (Dalsgaard et al., 2003 ; Meziane et al., 1997 ; Tableau 7). De plus, la proportion relative d'acides par rapport à d'autres donne aussi des informations semi-qualitatives sur la composition de l'environnement ou de la ressource trophique, en suggérant par exemple la dominance d'une espèce par rapport à une autre (Tableau 7). De ces spécificités résultent le concept des acides gras comme marqueurs trophiques (Fatty Acids Trophic Marker, FATM) basé sur une incorporation conservative des acides gras lors de l'ingestion de la proie/plante par le consommateur. Ce concept rend particulièrement efficace l'analyse des réseaux trophiques et du devenir de la matière organique en générale puisque la présence d'un acide gras en quantité plus ou moins grande, ou sa proportion relative à la totalité des acides gras, sont des informations pertinentes pour caractériser les ressources trophiques benthique et pélagique, des recrues de bivalves (Dalsgaard et al., 2003 et références associées).

Tableau 7 Liste des acides gras biomarqueurs

Sources	Acides gras biomarqueurs	Références
Microalgues (sens large)		
	18:4 ω 3 20:5 ω 3 (EPA) 22:6 ω 3 (DHA) PUFA PUFA C22 ω 3	Dalsgaard, 2003 ; Graeve et al., 1994b ; Graeve et al., 2002 ; Volkman et al., 1989
		élevé
Macroalgues (sens large)		
	PUFA C18 PUFA C20 20:4 ω 6 (AA) ω 6	Dalsgaard, 2003 ; Graeve et al., 2002
		élevé
Micro- et macro-algues vertes		
	18:1 ω 7 18:3 ω 3 18:2 ω 6	Dalsgaard, 2003 ; Li et al., 2002 ; Wood, 1988 ; Volkman et al., 1998
Rodophytes		
	<i>Polysiphonia urceolata</i> 18:1 ω 7	Li et al., 2002
Herbiers		
	<i>Zostera marina</i> 18:4 ω 3	Jashinski et al., 2011
Diatomées		
	14:0 16:1 ω 7 16:1 ω 7 + 18:1 ω 7 16:4 ω 1 20:5 ω 3 (EPA) PUFA C20 16:1 ω 7/16:0 20:5 ω 3/22:6 ω 3 C16/C18	Ackman et al., 1968 ; Auel et al., 2002 ; Biantolino et al., 2008 ; Budge et Parrish, 1998 ; Cripps et al., 1999 ; Dalsgaard, 2003 ; Graeve et al., 1994a ; Graeve et al., 1994b ; Graeve et al., 2001 ; Jeffries, 1970 ; Kelly et Scheibling, 2012 ; Kharlamenko et al., 1995 ; Napolitano et al., 1997 ; Nelson et al., 2001 ; Phleger et al., 2002 ; Pond et al., 1998 ; Richoux et Froneman, 2008 ; Shin et al., 2008 ; Viso et Marty, 1993 ; Volkman et al., 1989 ; Wilson et al., 2010
		élevé élevé élevé

Tableau 7 (suite)

Dinoflagélés			
18:0			Biandolino et al., 2008 ; Dalsgaard, 2003 ; Joseph, 1975 ; Kelly et Sheibling, 2012 ; Mansour et al., 1999 ; Napolitano et al., 1997 ; Richoux et Froneman, 2008 ; Viso et Marty, 1993 ; Wilson et al., 2010
18:1 ω 9			
18:4 ω 3			
20:4 ω 6 (AA)			
22:6 ω 3 (DHA)			
PUFA C18			
PUFA C22			
16:1 ω 7/16:0	faible		
20:5 ω 3/22:6 ω 3	faible		
Prymnesiophytes			
14:0	élevé		Dalsgaard, 2003
16:1 ω 7			
18:1 ω 9			
18:4 ω 3			
Chlorophytes et Prasinophytes			
16:4 ω 3			Ackman et al., 1968 ; Dalsgaard, 2003 ; Viso et
18:2 ω 6			
18:3 ω 3			
Bactéries			
15:0			Dalsgaard, 2003 ; Meziane et al., 2006 ; Viso et Marty, 1993 ;
15:0i			
15:0ai			
17:0			
17:0i			
17:0ai			
18:1 ω 7			
19:0			
BFA			
Détritus			
14:0			Fahl et Kattner, 1993 ; Freitas et al., 2002 ; Perry et al., 1979 ; Galap et al., 1999
14:1			
16:0			
18:0			
18:1			
SFA			

Dans le but de déterminer l'influence de l'environnement trophique des jeunes stades de bivalves sur le renouvellement de leur population, il est nécessaire de définir précisément la quantité et la qualité de la ressource trophique dont ils disposent. Ainsi, ce chapitre vise à étudier la dynamique des composantes pélagiques et benthiques de la ressource trophique des recrues de bivalves au cours de deux saisons de reproduction *via* l'utilisation combinée des méthodes d'analyses par cytométrie en flux, de composition des acides gras et de l'isotopie stable du carbone et de l'azote. Une première

saison de suivi a été réalisée sur l'archipel de Chausey afin d'acquérir des données de base sur la dynamique qualitative et quantitative de la MOP (c.f. Partie 1). Une seconde saison a été réalisée sur un site sélectionné suite aux résultats obtenus lors du premier suivi, ce qui nous a permis d'intégrer, en plus de la MOP, la dynamique de la ressource trophique potentielle du compartiment benthique (c.f. Partie 2). Ainsi, ce chapitre a pour objectifs de 1) décrire les dynamiques intra-annuelles de la matière organique pélagique et benthique, 2) comparer ces ressources trophiques entre deux années et 3) mettre en évidence des variables susceptibles d'influencer le recrutement des bivalves en vue du chapitre IV de cette thèse.

Partie 1

Dynamique spatio-temporelle des
particulaires pico- et nanoplanctonique de
la matière organique particulaire d'un
écosystème côtier mégatidal de zone
tempérée : l'archipel de Chausey

I. RESUME (Partie 1)

La MOP est une composante essentielle des cycles biogéochimiques et des réseaux trophiques marins. Composée de matière vivante et morte provenant d'un large éventail d'organismes, elle représente un des premiers échelons trophiques pour les consommateurs benthiques et pélagiques, et elle est le support de la dégradation bactérienne de la colonne d'eau. Le phytoplancton est la source principale de production primaire photosynthétique dans la MOP. Bien que la dynamique globale du phytoplancton soit décrite dans la Manche, celle du pico- et nanoplancton ($< 2 \mu\text{m}$ et $2\text{-}20 \mu\text{m}$, respectivement) n'est que trop peu connue. Ces organismes forment la fraction la plus productive du phytoplancton et sont une ressource trophique essentielle pour les bivalves. Ainsi, le but de cette étude est d'étudier les variations de la qualité et de la quantité de la MOP inférieur à $20 \mu\text{m}$, 1) d'un point de vue spatial à l'échelle de l'habitat des sables grossiers à *Glycymeris glycymeris* de l'archipel de Chausey, 2) sur deux échelles temporelles : au cours d'une saison de reproduction des bivalves (avril à septembre 2013) et lors d'un cycle de marée complet (24h en mars 2014), et 3) afin de mettre en évidence le lien entre la MOP et les consommateurs primaires que sont les bivalves. Pour ce faire, une combinaison d'analyses de cytométrie en flux, de composition en acides gras et d'isotopes stables du carbone et de l'azote est utilisée sur des prélèvements de MOP de $0,7$ à $20 \mu\text{m}$ et sur deux organes (glande digestive et muscle adducteur) de praires *Venus verrucosa*.

D'un point de vue spatial, une grande variabilité inter-réplicats est observée, s'expliquant par les caractéristiques physiques des sites étudiés. En effet, les sites abrités par les îlots du centre de l'archipel et entourés de concessions mytilicoles ont des concentrations de picoplancton et PUFA plus importantes que le site orienté à l'ouest exposé aux courants dominants et à des vagues de grande amplitude. A l'échelle saisonnière, la MOP est dominée par les picoeucaryotes et sa dynamique est caractérisée par des efflorescences algales printanière et automnale, typiques de cette région. La composition de la MOP varie au cours de la saison, se traduisant par une alternance de plusieurs taxa de producteurs primaires autotrophes de classes de taille différentes, de cyanobactéries et de bactéries hétérotrophes. Au cours du cycle de marée, la composition en acide gras diffère entre la marée basse et le flot, puis entre le flot et la marée haute, et entre le flot et le jusant. Cependant, les concentrations des classes d'acides gras ne varient pas lors du cycle, hormis à marée basse où les plus faibles concentrations en PUFA 16C et 18C sont mesurées. Les analyses isotopiques réalisées sur les muscles adducteurs et la glande digestive de praires montrent, avec l'utilisation d'un facteur d'enrichissement propre à chaque tissu, que ces bivalves se nourrissent principalement lors du jusant. Enfin, la MOP est dominée par des picoeucaryotes, dont la concentration dépasse les $50000 \text{ cellules ml}^{-1}$, et le ratio $(16:4\omega3+18:3\omega3)/\omega3$ est proposé comme nouveau biomarqueur des picoeucaryotes photosynthétiques de cette région.

Spatial and temporal dynamics of nano- and pico-size particulate organic matter (POM) in a coastal megatidal marine system

Moynihan Molly Anne, Barbier Pierrick, Olivier Frédéric, Toupoint Nicolas, Meziane Tarik

Article soumis pour publication dans *Limnology and Oceanography*

II. ABSTRACT

Surface water samples of size selected seston (0.7-20 μm) were collected from April to September 2013 at three similar coarse-sand benthic habitats, characterized by *Glycymeris glycymeris* and congregations of *Venus verrucosa*. Additionally, seston sampling was performed at a fixed location throughout a complete tidal cycle (2014). A combination of fatty acid, isotope, and flow cytometry analyses were used to determine the quality and quantity of nano- and pico-sized particulate organic matter (POM). High variability was found between fatty acid replicate samples. Similar temporal patterns were observed at two sheltered sites, while the exposed site displayed less pronounced seasonal changes. Lower concentrations of 16C and 18C polyunsaturated fatty acids (PUFA) were found during low tide sampling. Isotope enrichment factors suggest that bivalve feeding at Chausey was maximal during ebb tide. Globally, POM was dominated by picoeukaryotes, with concentrations exceeding 50,000 cells ml^{-1} , and $(16:4\omega3+18:3\omega3)/\omega3$ is proposed as novel biomarker of picoeukaryotes in this region

III. INTRODUCTION (Partie 1)

In the ocean, organic matter occurs in particulate (including colloidal) or dissolved forms. On a global scale, dissolved organic matter (DOM) ($< 0.5 \mu\text{m}$) is 50-100 times more concentrated in seawater than particulate organic matter (POM) ($> 0.5 \mu\text{m}$) (Sharp, 1973). However, in coastal environments, POM concentrations are quantitatively more important than DOM due to the high productivity of coastal waters, the increased rate of exchange between sediment and the water column, and terrigenous input (Bodineau et al., 1999). POM is comprised of both living and nonliving matter, including microalgae, bacteria, detritus, fecal pellets and clays (Volkman & Tanoue, 2002). Non-living POM generally has a biomass 10-times greater than plankton biomass and is dominated by complex carbohydrates that are difficult to decompose (Pomeroy, 1980). Living POM components play essential roles in marine food webs and oceanic biogeochemical cycles, through process such as photosynthesis, nitrogen fixation, and remineralization (Falkowski, 1994; Voss et al., 2013).

Variability in the quantity and quality of living POM is often due to natural species succession, changes in organism physiology, viral lysis, and nutrient availability (Mayzaud et al., 1989; Leu et al., 2006; Toupont et al., 2012a; Lønborg et al., 2013a). Microbial activity on detritus can release nutrients to the water column (Biddanda, 1988). Seasonal and daily hydrodynamic influences, such as tide, temperature, irradiance, wind and currents, can greatly influence the concentration and composition of living and non-living suspended POM (Bodineau et al., 1998; 1999; Wyatt et al., 2010)

Recently, the importance of nano- and pico-sized POM components in ocean biogeochemical cycles and ecosystem functioning has come into focus (Not et al., 2004; Zehr & Kudela, 2011; Bouman et al., 2011; Buitenhuis et al., 2012; Close et al., 2014). Nanoplankton ($2\text{-}20 \mu\text{m}$) and picoplankton ($0.2\text{-}2 \mu\text{m}$) are significant global primary producers; not only do they constitute a significant percentage of carbon biomass (Joint et al., 1986; Widdicombe et al., 2010; Buitenhuis et al., 2012; Marañón, 2015), but the highest metabolic and growth rates among phytoplankton are found within these two size classes ($1\text{-}10 \mu\text{m}$) (Marañón, 2015).

In the English Channel, seasonal phytoplankton dynamics are well documented; smaller phytoplankton are abundant year-round (Not et al., 2004; Widdicombe et al., 2010) and contribute significantly to algal biomass and primary production (Not et al., 2004; Widdicombe et al., 2010; Masquelier et al., 2011), while larger sized phytoplankton (e.g. diatoms, dinoflagellates) have intense and ephemeral seasonal blooms (Irigoien et al., 2000; Henson et al., 2006; Van Oostende et al., 2012). While these previous works underline seasonal patterns of nano- and picoplankton in this region, there is a paucity of information on the general POM dynamics in this size range, particularly in regions with tight

benthic-pelagic coupling, such as the western English Channel, where POM is strongly influenced by both phytoplankton and macroalgae (Perez et al., 2013).

Changes in the concentration or quality of this resource can greatly impact marine food webs and primary consumers, including bivalves. As filter-feeders, bivalves' life cycles are tightly coupled with the nutritional quality and concentration nano- and pico-sized POM (Axiak & George, 1987; Sprung & Rose, 1988; Raby et al., 1997; Ward et al., 1998; Ward & Shumway, 2004; Strohmeier et al., 2012; Kamermans et al., 2013). Both top-down and bottom-up changes in the availability and quality of nano- and pico-sized POM can have direct effect on their ontogenic development (Cugier et al., 2010; Toupont et al., 2012ab; Perez et al., 2013). Consequently, POM dynamics could indirectly affect commercial and recreational fisheries, which play a key ecological and economic role in this region. In the Mont Saint-Michel Bay (France), estimates show that filter-feeders consume 26% of total phytoplankton biomass, exerting a strong top-down control on chlorophyll a concentrations (Cugier et al., 2010). The local bivalve harvesting industry produces around 16,000 tons of shellfish, yielding more than 30 million Euros per year (Cugier et al., 2010). In addition, a large number of recreational shellfish harvesters exploit this resource during the spring and summer months; notably, the warty venus, *Venus verrucosa*, and dog-cockle, *Glycymeris glycymeris*, are coveted (Godet, 2008; Godet et al., 2009).

To investigate POM dynamics and its trophic implications at multiple spatial and temporal scales, we combine the Fatty Acid (FA) marker technique, flow cytometry, and bulk stable isotope analysis. Such a multifaceted approach is particularly helpful in coastal areas, as it can help distinguish the contribution of various primary producers from the overall POM composition (Guest et al., 2010; Kelly & Scheibling, 2012). The FA marker technique has been successfully applied to study the sources of POM in water column and its transfer along the food web (Mayzaud et al., 1989; Bodineau et al., 1999; Dalsgaard et al., 2003; Kelly & Scheibling, 2012). Differences in FA biosynthesis between taxonomic groups have led to the development of FA trophic markers (FATM), which can be used to identify specific groups of organisms and their food sources (Meziane et al., 1997; Dalsgaard et al., 2003). By quantifying living pico- and nano- plankton and excluding non-living macroalgal components, flow cytometry is complementary to FA analysis, particularly in coastal environments (Guzmán et al., 2009; Toupont et al., 2012a). Finally, stable isotope signatures, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, reflect POM composition, ambient environmental conditions, metabolic processes, or differential diffusion during uptake (Peterson & Fry 1987; McCutchan et al., 2003; Wyatt et al., 2010; Goll  ty et al., 2010).

This study occurred in the Chausey Archipelago, located within the Mont Saint-Michel Bay. Dynamics of nano- and pico-sized POM were studied at three sites composed of similar benthic habitats (Godet et al., 2009) from April to September 2013, and at a fixed location throughout a complete tidal cycle

during spring (2014). Digestive glands and foot muscles of bivalves collected in March 2014 were compared with tidal cycle POM samples. Results were used to test our hypotheses that (1) nano- and pico-sized POM display strong temporal and weak spatial patterns at Chausey, (2) macroalgae influences POM composition and is most notable after low tide, and (3) filter-feeders/bivalves feed during flood tide. Lastly, flow cytometry and FA data were compared to investigate potential novel biomarkers of pico- and nano-plankton in this region.

IV. MATERIAL AND METHODS (Partie 1)

1. Study Site and Sampling

Chausey is a highly fragmented, eutrophic environment experiencing a semidiurnal tidal pattern and a maximal tidal range of 14 m. With a spring tidal range greater than 8 m, Chausey is classified as a megatidal environment (Levoy et al., 2000), and over 30% of its sand flats are exposed during extreme low tides (Godet et al., 2009).

In 2013, surface water suspended matter was sampled at three intertidal sites, A (48°52.341N, 1°50.699W), B (48°52.824N, 1°49.931W), C (48°53.281N, 1°47.834W) in the Chausey Archipelago (Figure 26). Site A is exposed to westerly swells from the English Channel, whereas both sites B and C are sheltered. Site B is in the Sound Channel, a marine reserve that prohibits commercial and recreational bivalve harvesting, and site C is adjacent to mussel bed farms. All sampling areas are located in the *Glycymeris glycymeris* (dog cockle) coarse sands habitat, the most widespread benthic habitat where *Venus verrucosa* (warty venus) populations congregate (Godet, 2008) and the water column depth is approximately 10 m during the sampling period. In 2013, sampling events occurred during 10 separate session (= date) from April 23rd to September 21st, 2 hours after low tide (± 5 min.) with a tidal range of 8 m or higher ($n = 4$ per site per session). On March 31, 2014, surface water was sampled seven different instances at fixed a location (TC, Figure 26) (48°52.895N, 1°49.875W) throughout a complete tidal cycle: high tide (9:20), ebb tide (11:50, 14:20), low tide (16:20), flood tide (18:20, 19:50) and high tide (21:30). The tidal range was over 12 m.

At each sampling time (date or tidal period) and location, four surface water sample replicates were performed in 2013 and three replicates in 2014. Surface water samples were collected in dark 8L bottles. Between 2 to 4L of water were pre-filtered on a 20 μm mesh and then filtered on pre-combusted GF/F 47 mm microfiber filters (Whatman®), capturing particles in the range of 0.7-20 μm . For each sample, two filters were made, one for FA composition analyses and one for stable isotope analyses. Filters were immediately stored at -80°C and freeze-dried prior to analysis. From each water

sample, four replicates of pre-filtred water (4.5 ml) were fixed with glutaraldehyde (Sigma-Aldrich G5882, 0.1% final concentration), frozen, and stored at -80°C until flow cytometry analysis. Temperature was recorded using an onset HOBO® data logger during sampling times.

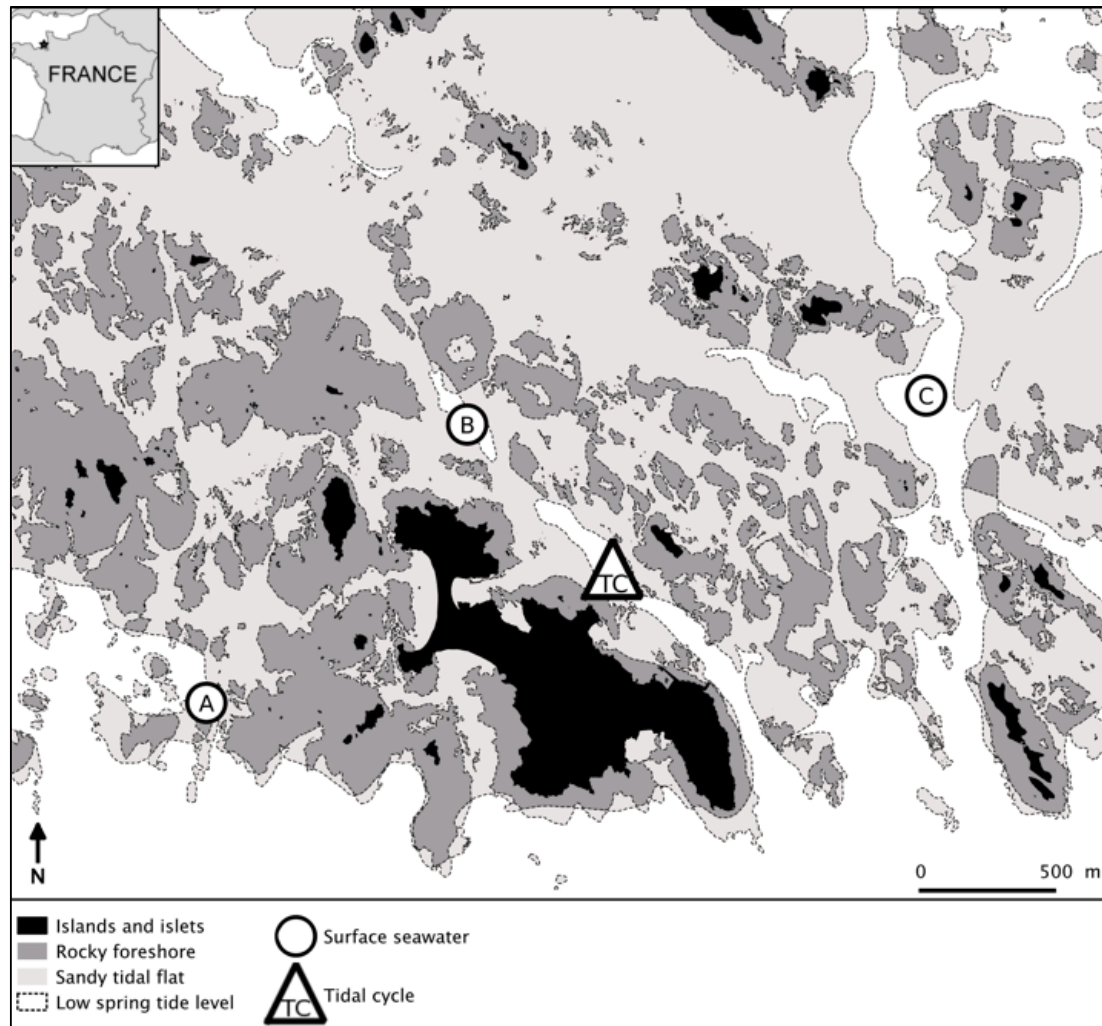


Figure 26 Map of the Chausey Archipelago, located in the Normond-Breton Gulf of France. Circles represent the sea-sonal 2013 sites (A, B, and C) and triangles the 2014 tidal cycle site. (Mosaïque, modified from Godet et al., 2008)

During 2014 sampling, adult bivalves were gathered on the same benthic habitat approximately 1 km from site B. A total of 10 adult clams (*Venus verrucosa*) were collected from the Chausey Islands during March 2014 (3 samples March 3rd; 2 samples March 19th; 5 samples March 31st). Samples were dissected, and the digestive glands and foot muscles were analyzed separately.

2. Fatty Acid Extraction & Analysis

Lipids were extracted from filters and bivalve samples following a modified method of Bligh & Dyer (1959) as described in Meziane et al. (2006). An internal fatty acid standard (23:0) was added to the sample prior to extraction. Chloroform was evaporated under nitrogen (N₂) flux. Dried lipid extracts were then saponified with a solution of methanol and sodium hydroxide (NaOH, 2N) (2:1, v:v) at 90°C for 1h30. Subsequently, methylation was performed, transforming all fatty acid esters into fatty acid methyl esters (FAME) using methanolic boron trifluoride (BF₃-CH₃OH).

FAME were quantified by gas chromatography analysis (Varian 3800), using a flame ionization detector. Identification of fatty acids was performed using coupled gas chromatography mass spectrometry (Varian 450-GC; Varian 220-MS), as well as by comparison of gas chromatography retention times with those of standards (Supelco®). The internal standard (23:0) was used to determine the concentration of each fatty acid (CFA). Units are either the quantity FA per liter filtered (µgFA l⁻¹) or quantity of FA per suspended matter dry weight (µgFA/gDW), depending on sample type. A_{FA} is the area of a given FA peak, A₂₃ and Q₂₃ are the area and quantity (mg) of the internal standard, and Q_{DW} is the dried weight of the given sample (µg).

$$C_{FA} = \frac{A_{FA}}{A_{23}} \times \frac{Q_{23}}{Q_{DW}}$$

3. Stable Isotope Analysis

POM samples were fumigated for 4 hours using 35% HCl to remove all carbonates. Samples were prepared in tin capsules and analyzed at the University of California Davis Stable Isotope Facility (Department of Plant Sciences, University of California Davis, Davis, California), using an ElementarVario EL Cube or Micro Cube elemental analyzer (Elementar Analysensysteme GmbH) interfaced to a PDZ Europa 20-20 isotope ratio mass spectrometer (Sercon Ltd., Cheshire, UK). Bivalve muscle and digestive gland tissue was analyzed at the MNHN, Paris, using a Flash 2000 Elemental Analyzer (Thermo) and a DELTA V Advantage isotopic ratio mass spectrometer (Thermo). During analysis, replicates of compositionally similar laboratory standards previously calibrated against IAEA international Standard Reference Materials were interspersed with samples. Carbon and Nitrogen results are reported in parts per thousand (‰), using standard delta notation (δ¹³C and δ¹⁵N), and are relative to V-PDB (Vienna PeeDee Belemnite) and Air, respectively, and R is the ratio of heavier to lighter isotope.

$$\delta^{13}C, \delta^{15}N = \left[\left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} \right) - 1 \right] \times 1000$$

4. Flow Cytometry

Using a 488 nm laser (blue), two planktonic communities were determined: eukaryotes, which fluoresce at 690 nm (red), and cyanobacteria, which fluoresce at 570 nm (orange). In each sample, microspheres (1 and 2 μm , Fluoresbrite plain YG, Polysciences) were added to distinguish size classes within each group: pico- (0.2–2 μm) and nano- (2–20 μm) plankton (Tremblay et al., 2009). To detect low and high nucleic acid content heterotrophic bacteria (Belzile et al., 2008), samples were stained with SYBR Green I and measured at 525 nm. Analyses were performed on an Epics Altra flow cytometer (Beckman Coulter) using Expo32 v1.2b software (Beckman Coulter). Average variation coefficients of duplicate samples were 7.4% and 6.4% for phytoplankton and heterotrophic bacteria abundances, respectively.

5. Statistical Analysis

Multivariate analysis was performed using PRIMER V6 (Clarke & Warwick, 2001) and R statistical software (R Core Team, 2014). Similarity percentages (SIMPER), analysis of similarities (ANOSIM), and PERMANOVA multivariate tests were performed to study seasonal patterns in FA relative percentage and isotope data. Non-parametric tests (Wilcoxon, Kruskal-Wallis, Mann-Whitney) were used to further study spatial and temporal differences in POM. Patterns in flow cytometry results were detected using Kendall correlation tests. FAs from bivalve muscle and digestive gland tissue were compared using non-parametric tests (Kruskal-Wallis), and bivalve isotope results were compared with those of POM. Lastly, principal coordinates analysis (PCO) and distance-based linear models (DistLM) were used to identify possible FA biomarkers of picoeukaryotes.

V. RESULTS (Partie 1)

1. Environmental conditions

Surface water temperature ranged from 9.7°C to 21.1°C throughout the 2013 sampling season (Figure 28). The temperature increased approximately 6°C from April to mid-July and then remained stable at $19.3 \pm 0.8^\circ\text{C}$ throughout early September.

2. Fatty Acids

a. Seasonal

For 2013 sampling, a total of 48 FAME were identified in POM (0.7-20 μm) (Tableau 8 ; Annexe 4, 5, 6). Saturated fatty acids (SFA) accounted for 62% (May) to 80% (June) of total FAs. Monosaturated fatty acids (MUFA) and polyunsaturated fatty acids (PUFA) varied from 3% to 15% and 8% to 18% of total FAs respectively. Replicate similarity within sites ranged from 72% to 91% with an average of $82.5 \pm 4.6\%$ (SIMPER, Mean \pm SE). Branched fatty acids (BFA) varied from 1.4% to 4.5%, with a standard deviation of 0.8% throughout the sampling season.

PERMANOVA results indicate a significant effect of site ($p = 0.001$, pseudo-F = 5.47), session ($p = 0.001$, pseudo-F = 7.67), and the interaction between site and session ($p = 0.01$, pseudo-F = 1.65). A one-way crossed ANOSIM shows significant differences between sites A&B ($p = 0.027$, $R = 0.045$) and A&C ($p = 0.006$, $R = 0.076$). No significant difference was found between sites B&C. The dissimilarities between A&B and A&C were approximately 20% (SIMPER). Higher percentages of SFAs (16:0, 18:0) and lower percentages MUFA (16:1 ω 7, 18:1 ω 9, 18:1 ω 7) and PUFA (18:3 ω 3, 18:4 ω 3, 20:5 ω 3) were found in A in comparison with B and C.

Tableau 8 Mean percentage (\pm SE, $n = 4$) of particulate organic matter (POM) fatty acids per sampling session at site B in 2013

Fatty Acids	April 23-25	May 22-24	June 21-23	July 6-8	July 20-22	July 26-28	Aug 5-7	Aug 18-20	Sept 3-5	Sept 18-21
<i>Saturated</i>										
12:0	0.69 \pm 0.55	0.31 \pm 0.23	0.41 \pm 0.11	0.67 \pm 0.53	0.14 \pm 0.10	0.53 \pm 0.26	0.56 \pm 0.34	0.63 \pm 0.29	0.19 \pm 0.04	0.51 \pm 0.18
14:0	11.02 \pm 0.34	5.20 \pm 0.75	13.82 \pm 0.67	8.56 \pm 1.27	8.66 \pm 1.48	6.21 \pm 0.91	9.54 \pm 1.32	11.41 \pm 1.75	10.74 \pm 1.92	5.98 \pm 0.6
15:0	1.53 \pm 0.05	1.16 \pm 0.12	2.06 \pm 0.26	1.09 \pm 0.10	1.57 \pm 0.08	1.31 \pm 0.16	0.71 \pm 0.15	1.28 \pm 0.14	1.57 \pm 0.30	1.14 \pm 0.11
16:0	52.18 \pm 1.66	37.75 \pm 2.90	39.03 \pm 2.10	40.09 \pm 3.61	44.79 \pm 1.74	37.38 \pm 2.48	31.58 \pm 1.18	35.18 \pm 2.36	44.35 \pm 2.33	38.41 \pm 1.81
17:0	1.03 \pm 0.08	0.57 \pm 0.17	1.23 \pm 0.04	0.61 \pm 0.22	1.32 \pm 0.12	1.05 \pm 0.11	0.66 \pm 0.04	0.81 \pm 0.06	1.04 \pm 0.12	1.04 \pm 0.07
18:0	18.98 \pm 0.82	14.91 \pm 1.80	21.12 \pm 4.45	19.72 \pm 5.05	20.63 \pm 2.24	30.66 \pm 6.18	14.50 \pm 1.60	12.39 \pm 1.95	18.13 \pm 4.81	36.54 \pm 3.42
19:0	0.15 \pm 0.05	0.09 \pm 0.01	0.22 \pm 0.04	0.11 \pm 0.03	0.15 \pm 0.01	0.11 \pm 0.03	0.06 \pm 0.01	0.09 \pm 0.03	0.15 \pm 0.04	0.11 \pm 0.02
20:0	0.69 \pm 0.14	1.62 \pm 0.22	0.72 \pm 0.16	1.27 \pm 0.47	0.77 \pm 0.13	1.05 \pm 0.32	2.15 \pm 0.16	1.30 \pm 0.44	1.27 \pm 0.23	0.86 \pm 0.24
22:0	0.76 \pm 0.23	0.37 \pm 0.07	0.61 \pm 0.18	0.54 \pm 0.12	0.58 \pm 0.09	0.43 \pm 0.10	0.28 \pm 0.12	0.46 \pm 0.05	0.55 \pm 0.12	0.58 \pm 0.12
24:0	0.00 \pm 0.00	0.04 \pm 0.03	0.00 \pm 0.00	0.07 \pm 0.07	0.05 \pm 0.05	0.00 \pm 0.00	0.04 \pm 0.02	0.15 \pm 0.11	0.04 \pm 0.04	0.05 \pm 0.05
ΣSFA	87.03\pm0.69	62.02\pm3.85	79.22\pm5.39	72.73\pm3.38	78.66\pm3.31	78.74\pm7.46	60.08\pm2.62	63.71\pm4.33	78.02\pm4.84	85.21\pm4.61
<i>Branched</i>										
14:0iso	0.06 \pm 0.02	0.08 \pm 0.03	0.09 \pm 0.03	0.10 \pm 0.02	0.03 \pm 0.01	0.13 \pm 0.07	0.11 \pm 0.01	0.20 \pm 0.08	0.07 \pm 0.03	0.04 \pm 0.02
15:0antiso	0.97 \pm 0.04	0.72 \pm 0.10	0.99 \pm 0.05	0.59 \pm 0.08	0.90 \pm 0.04	0.61 \pm 0.11	0.46 \pm 0.06	0.67 \pm 0.06	0.69 \pm 0.13	0.53 \pm 0.04
15:0iso	1.18 \pm 0.04	0.74 \pm 0.10	1.00 \pm 0.06	0.68 \pm 0.11	1.03 \pm 0.07	0.65 \pm 0.11	0.54 \pm 0.06	0.78 \pm 0.08	0.67 \pm 0.14	0.49 \pm 0.04
16:0iso	0.25 \pm 0.05	0.18 \pm 0.03	0.30 \pm 0.01	0.20 \pm 0.04	0.30 \pm 0.03	0.19 \pm 0.02	0.14 \pm 0.02	0.18 \pm 0.02	0.16 \pm 0.03	0.19 \pm 0.02
17:0antiso	0.35 \pm 0.12	0.22 \pm 0.03	0.32 \pm 0.02	0.21 \pm 0.06	0.30 \pm 0.04	0.23 \pm 0.02	0.12 \pm 0.01	0.22 \pm 0.06	0.22 \pm 0.04	0.32 \pm 0.01
17:0iso	0.77 \pm 0.25	1.50 \pm 0.19	1.03 \pm 0.28	1.77 \pm 0.44	1.25 \pm 0.1	1.19 \pm 0.21	1.08 \pm 0.14	1.23 \pm 0.06	1.35 \pm 0.17	0.76 \pm 0.17
18:0iso	0.04 \pm 0.02	0.01 \pm 0.00	0.03 \pm 0.01	0.04 \pm 0.02	0.02 \pm 0.00	0.04 \pm 0.02	0.01 \pm 0.01	0.04 \pm 0.00	0.03 \pm 0.01	0.01 \pm 0.00
ΣBFA	3.63\pm0.24	3.44\pm0.43	3.76\pm0.28	3.61\pm0.51	3.83\pm0.19	3.03\pm0.54	2.48\pm0.3	3.31\pm0.17	3.19\pm0.49	2.34\pm0.24
<i>Monounsaturated</i>										
16:1 ω 5	0.23 \pm 0.12	0.24 \pm 0.03	0.31 \pm 0.07	0.10 \pm 0.04	0.31 \pm 0.06	0.20 \pm 0.05	0.27 \pm 0.05	0.33 \pm 0.02	0.33 \pm 0.07	0.12 \pm 0.01
16:1 ω 7	0.57 \pm 0.38	5.11 \pm 0.55	3.21 \pm 1.56	3.38 \pm 0.58	2.61 \pm 0.40	3.01 \pm 1.61	7.64 \pm 0.52	5.53 \pm 1.09	3.06 \pm 1.30	1.77 \pm 0.90
16:1 ω 9	0.35 \pm 0.14	1.30 \pm 0.12	1.27 \pm 0.48	1.37 \pm 0.38	0.89 \pm 0.23	1.02 \pm 0.49	0.88 \pm 0.09	1.24 \pm 0.17	0.99 \pm 0.34	0.61 \pm 0.13
17:1 ω 7	0.09 \pm 0.03	0.27 \pm 0.02	0.17 \pm 0.04	0.23 \pm 0.07	0.18 \pm 0.01	0.18 \pm 0.07	0.25 \pm 0.01	0.25 \pm 0.05	0.17 \pm 0.04	0.11 \pm 0.04
17:1 ω 9	0.04 \pm 0.02	0.06 \pm 0.00	0.09 \pm 0.03	0.04 \pm 0.02	0.06 \pm 0.01	0.07 \pm 0.01	0.02 \pm 0.00	0.07 \pm 0.01	0.08 \pm 0.04	0.05 \pm 0.02
18:1 ω 7	0.33 \pm 0.19	4.58 \pm 0.72	1.29 \pm 0.66	2.49 \pm 0.51	2.03 \pm 0.31	2.12 \pm 1.19	3.84 \pm 0.39	3.00 \pm 0.57	1.50 \pm 0.61	0.99 \pm 0.47
18:1 ω 9	0.58 \pm 0.41	6.48 \pm 1.01	1.61 \pm 0.80	3.42 \pm 0.70	3.45 \pm 1.06	1.80 \pm 0.88	3.99 \pm 0.51	6.73 \pm 1.31	2.18 \pm 0.81	2.06 \pm 0.99
20:1 ω 11	0.27 \pm 0.05	0.21 \pm 0.04	0.22 \pm 0.05	0.21 \pm 0.04	0.24 \pm 0.03	0.17 \pm 0.05	0.10 \pm 0.01	0.28 \pm 0.04	0.18 \pm 0.03	0.12 \pm 0.04
20:1 ω 9	0.01 \pm 0.01	0.08 \pm 0.02	0.04 \pm 0.02	0.04 \pm 0.01	0.13 \pm 0.05	0.04 \pm 0.01	0.06 \pm 0.02	0.10 \pm 0.02	0.02 \pm 0.01	0.03 \pm 0.01
22:1 ω 11	0.44 \pm 0.28	0.46 \pm 0.13	0.24 \pm 0.08	1.00 \pm 0.36	0.47 \pm 0.10	0.30 \pm 0.02	0.26 \pm 0.05	0.65 \pm 0.18	0.53 \pm 0.10	0.26 \pm 0.16
22:1 ω 9	0.20 \pm 0.14	0.04 \pm 0.00	0.49 \pm 0.18	0.14 \pm 0.04	0.26 \pm 0.10	0.07 \pm 0.02	0.10 \pm 0.01	0.21 \pm 0.09	0.04 \pm 0.01	0.05 \pm 0.02
ΣMUFA	2.76\pm0.81	17.54\pm2.24	7.67\pm3.12	11.04\pm1.61	9.76\pm1.82	7.97\pm3.85	16.51\pm1.44	17.15\pm1.91	8.08\pm2.81	5.56\pm2.47
<i>Polysaturated</i>										
16:2 ω 4	0.11 \pm 0.07	0.22 \pm 0.03	0.25 \pm 0.12	0.19 \pm 0.04	0.10 \pm 0.02	0.20 \pm 0.11	0.57 \pm 0.04	0.34 \pm 0.09	0.18 \pm 0.08	0.10 \pm 0.05
16:2 ω 6	0.06 \pm 0.04	0.06 \pm 0.01	0.09 \pm 0.03	0.07 \pm 0.03	0.10 \pm 0.04	0.06 \pm 0.02	0.12 \pm 0.01	0.06 \pm 0.01	0.05 \pm 0.02	0.03 \pm 0.01
16:3 ω 4	0.06 \pm 0.03	0.12 \pm 0.02	0.15 \pm 0.07	0.50 \pm 0.36	0.16 \pm 0.12	0.16 \pm 0.09	0.23 \pm 0.02	0.14 \pm 0.05	0.17 \pm 0.07	0.08 \pm 0.04
16:4 ω 1	0.18 \pm 0.07	0.32 \pm 0.03	0.47 \pm 0.11	0.30 \pm 0.04	0.18 \pm 0.04	0.41 \pm 0.18	0.94 \pm 0.03	0.73 \pm 0.17	0.37 \pm 0.13	0.25 \pm 0.08
16:4 ω 3	0.32 \pm 0.13	1.33 \pm 0.14	0.44 \pm 0.12	1.62 \pm 0.46	0.58 \pm 0.15	0.78 \pm 0.26	1.50 \pm 0.08	0.93 \pm 0.21	0.79 \pm 0.23	0.51 \pm 0.18
17:2 ω 5	0.04 \pm 0.02	0.04 \pm 0.00	0.05 \pm 0.01	0.05 \pm 0.01	0.03 \pm 0.00	0.04 \pm 0.01	0.06 \pm 0.01	0.06 \pm 0.00	0.05 \pm 0.03	0.03 \pm 0.01
18:2 ω 6	1.42 \pm 0.23	1.97 \pm 0.28	1.12 \pm 0.15	1.33 \pm 0.36	0.96 \pm 0.43	1.33 \pm 0.18	2.12 \pm 0.19	2.21 \pm 0.35	1.00 \pm 0.13	0.58 \pm 0.27
18:3 ω 3	0.17 \pm 0.04	2.70 \pm 0.30	0.37 \pm 0.12	1.30 \pm 0.36	0.70 \pm 0.25	0.55 \pm 0.26	2.23 \pm 0.21	1.53 \pm 0.40	1.25 \pm 0.48	0.74 \pm 0.39
18:3 ω 6	0.07 \pm 0.03	0.13 \pm 0.01	0.09 \pm 0.02	0.26 \pm 0.15	0.25 \pm 0.17	0.20 \pm 0.12	0.29 \pm 0.03	0.31 \pm 0.07	0.08 \pm 0.02	0.05 \pm 0.02
18:4 ω 3	0.63 \pm 0.10	3.96 \pm 0.52	0.70 \pm 0.29	2.00 \pm 0.61	0.80 \pm 0.30	1.18 \pm 0.62	3.39 \pm 0.34	2.00 \pm 0.63	1.44 \pm 0.60	0.91 \pm 0.50
20:2 ω 6	0.11 \pm 0.07	0.04 \pm 0.00	0.07 \pm 0.04	0.04 \pm 0.01	0.04 \pm 0.01	0.02 \pm 0.01	0.04 \pm 0.00	0.09 \pm 0.01	0.03 \pm 0.00	0.05 \pm 0.04
20:3 ω 3	0.66 \pm 0.08	0.17 \pm 0.06	1.00 \pm 0.06	0.32 \pm 0.09	0.70 \pm 0.07	0.68 \pm 0.19	0.06 \pm 0.03	0.37 \pm 0.12	1.01 \pm 0.37	0.36 \pm 0.07
20:3 ω 6	0.13 \pm 0.04	0.03 \pm 0.01	0.08 \pm 0.02	0.05 \pm 0.01	0.05 \pm 0.00	0.04 \pm 0.00	0.09 \pm 0.01	0.08 \pm 0.01	0.06 \pm 0.01	0.07 \pm 0.02
20:4 ω 3	0.00 \pm 0.00	0.13 \pm 0.02	0.15 \pm 0.11	0.19 \pm 0.13	0.02 \pm 0.02	0.04 \pm 0.01	0.19 \pm 0.03	0.11 \pm 0.04	0.06 \pm 0.03	0.03 \pm 0.02
20:4 ω 6	0.85 \pm 0.23	0.31 \pm 0.04	0.58 \pm 0.05	0.36 \pm 0.03	0.36 \pm 0.07	0.38 \pm 0.15	0.64 \pm 0.04	0.51 \pm 0.10	0.26 \pm 0.05	0.27 \pm 0.11
20:5 ω 3	0.45 \pm 0.12	2.08 \pm 0.32	1.36 \pm 0.58	1.15 \pm 0.25	0.74 \pm 0.17	1.60 \pm 0.75	4.54 \pm 0.46	2.69 \pm 0.80	1.19 \pm 0.39	0.82 \pm 0.38
22:5 ω 3	0.03 \pm 0.03	0.09 \pm 0.02	0.03 \pm 0.02	0.09 \pm 0.02	0.06 \pm 0.01	0.06 \pm 0.02	0.17 \pm 0.02	0.12 \pm 0.05	0.08 \pm 0.02	0.04 \pm 0.01
22:6 ω 3	0.69 \pm 0.29	1.76 \pm 0.22	0.77 \pm 0.24	1.13 \pm 0.26	0.72 \pm 0.23	1.12 \pm 0.33	2.66 \pm 0.24	2.03 \pm 0.31	1.37 \pm 0.20	1.00 \pm 0.21
ΣPUFA	7.49\pm0.03	17.46\pm1.99	8.96\pm1.61	12.31\pm2.39	7.55\pm1.91	10.19\pm2.88	22.00\pm1.80	16.61\pm3.15	10.48\pm1.73	6.57\pm2.20
<i>Others</i>										
ΣCyclopropanes	0.27\pm0.05	0.25\pm0.16	0.30\pm0.04	0.31\pm0.07	0.32\pm0.05	0.42\pm0.05	0.21\pm0.06	0.30\pm0.03	0.28\pm0.06	0.35\pm0.03

Significant differences in FA composition between sequential sampling sessions were found at all three sites (Tableau 9). Sites B and C display similar patterns, with April & May and May & June having the highest degrees of separation. For all sites the relative abundance of MUFA (16:1 ω 7, 18:1 ω 7, 18:1 ω 9) and PUFA (18:3 ω 3, 18:4 ω 3, 20:5 ω 3) increased from April to May (SIMPER). Between July 26-28 and August 5-7 B displayed significant differences and C was nearly significant; these results can be explained by an increase of MUFA (16:1 ω 7, 18:1 ω 7, 18:1 ω 9) and PUFA (18:3 ω 3, 18:4 ω 3, 20:5 ω 3). An almost identical shift in MUFA and PUFA relative percentages occurred two weeks later at site A (5-7 & 18-20 August); however, 18:3 ω 3 contributed less to the overall dissimilarity than at B and C.

Tableau 9 One-way ANOSIM of fatty acid relative percentages from sequential sampling sessions of POM in 2013. Results with p-values < 0.6 are in bold. n = 4 for each sampling session

		April 23-25 May 22-24	May 22-24 June 21-23	June 21-23 July 6-8	July 6-8 July 20-22	July 20-22 July 26-28	July 26-28 Aug 5-7	Aug 5-7 Aug 18-20	Aug 18-20 Sept 3-5	Sept 3-5 Sept 18-21
A	p-value	0.057	0.09	0.74	0.94	0.11	0.086	0.03	0.51	0.11
	R statistic	0.54	0.44	-0.13	-0.17	0.40	0.32	0.885	0.01	0.313
B	p-value	0.03	0.03	0.43	0.57	0.14	0.03	0.20	0.34	0.057
	R statistic	0.98	0.70	0.04	-0.04	0.30	0.47	0.12	0.05	0.43
C	p-value	0.005	0.005	0.46	0.29	0.43	0.057	0.43	0.69	0.09
	R statistic	1.00	0.83	-0.03	0.04	0.01	0.58	-0.02	-0.10	0.32

Seasonally, the highest average FA concentrations were observed at C (18.26 μ g FA/g POM) and the lowest at B (9.29 μ g FA/g POM). Average MUFA and PUFA concentrations at sites A and B do not differ significantly (t-test, $p > 0.05$), whereas concentrations at C are an average of 2.5-fold greater (t-test, $p < 0.05$). SFA concentrations differ significantly at all sites, with C having the highest average concentration and B the lowest. Despite C's high FA concentrations, similar dynamics in FA concentration were observed between sites B and C. The maximal total FA concentration average occurred simultaneously at sites C and B (August 5th-7th), whereas at site A, the maximum occurred 2-weeks prior (June 21st-23rd). Moreover, ratio of PUFA to SFA does not differ significant between B and C, with values of 0.20 ± 0.02 and 0.17 ± 0.02 respectively (Mann-Whitney U, $p > 0.05$, \pm SE, $W = 940$). A's PUFA/SFA ratio of 0.13 ± 0.02 is significantly lower than of both B and C (Mann-Whitney U, $p < 0.05$, \pm SE, $WAB, AC = 571, 509$).

b. Tidal cycle

No significant differences in FA relative percentages were found between the 7 sampling events within a tidal cycle (ANOSIM, $n = 3$; Annexe 7). Average dissimilarity between sequential sampling events was low (SIMPER, $n = 3$), with high & ebb, ebb & ebb, ebb & low, and low & flood tides ranging from 16.6% to 18% dissimilarity. The lowest dissimilarity was found between the two

flood tide sampling events (6.8%) and flood & high tide (8.5%). Samples collected during flood tide had the lowest amount of variability between replicates. Among replicate samples, ebb and low tide show a higher degree of dissimilarity (19.4% and 18% respectively). ANOSIM based on tidal regime (low tide $n = 3$; ebb, flood, high tides $n = 6$) reveals significant differences between low & flood tide ($p = 0.01$, $R = 0.81$), flood & high tide ($p = 0.01$, $R = 0.36$), and ebb & flood tides ($p = 0.004$, $R = 0.28$). The highest amount of separation was found between low & flood tide ($R = 0.81$).

The total concentration of FAs ($\mu\text{g g}^{-1}$) during tidal cycle sampling decreased from ebb tide (0.74 ± 0.07 SE) to low (0.52 ± 0.04 SE). However, no significant differences in total FA, SFA, PUFA, MUFA, or BFA concentrations were found between sampling points using (Kruskal-Wallis, $p > 0.05$). When grouped into high, ebb, flood, and low tidal regimes, PUFA concentrations varied significantly, with low tide PUFA concentrations differing from all other groups ($p = 0.03$, chi-squared = 8.94, Kruskal-Wallis, post-hoc with Hochberg adjustment). Principal Coordinate analysis (PCO, PRIMER) indicated that 16-carbon (16C) and 18-carbon (18C) unsaturated FAs were largely contributing to variability. The sums of both 16C ($p = 0.05$) and 18C ($p = 0.04$) PUFA were found to vary significantly with tidal regime (Kruskal-Wallis), with low tide being significantly depleted in 16C and 18C relative to high, ebb, and flood tides.

3. Isotopes

In 2013, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of surface water POM sampling sessions ranged from -25.4 ± 0.1 ‰ to -20.4 ± 0.9 ‰ and 4.5 ± 0.2 ‰ to 7.0 ± 0.3 ‰ respectively (Figure 27). Seasonal $\delta^{13}\text{C}$ ($\delta^{15}\text{N}$) signatures averaged -23.1 ± 1.4 ‰ (5.9 ± 0.7 ‰), -22.6 ± 0.9 ‰ (5.6 ± 0.5 ‰), and -23.3 ± 1.0 ‰ (5.7 ± 0.7 ‰) for sites A, B, and C respectively. A two-way crossed ANOSIM of sampling site and session illustrates spatial differences, with all pairs of sample sites differing significantly ($p = 0.001$). Sites B and C had the greatest separation ($R = 0.47$), followed by A and C ($R = 0.38$), and B and A ($R = 0.36$). In comparing sequential sampling sessions (normalized, one-way ANOSIM), FA compositions of all three sites differed significantly between the September 3-5 and September 18-21 sampling sessions ($p < 0.05$, $R > 0.80$) (Tableau 10).

Tableau 10 One-way ANOSIM of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ from sequential sampling sessions of POM in 2013. Results with p -values < 0.6 are in bold. $n = 4$ for each sampling session

		April 23-25 May 22-24	May 22-24 June 21-23	June 21-23 July 6-8	July 6-8 July 20-22	July 20-22 July 26-28	July 26-28 Aug 5-7	Aug 5-7 Aug 18-20	Aug 18-20 Sept 3-5	Sept 3-5 Sept 18-21
A	p-value	0.66	0.03	0.03	0.09	0.09	0.14	0.14	0.54	0.03
	R statistic	-0.06	0.45	0.80	0.20	0.50	0.39	0.30	-0.05	0.83
B	p-value	0.057	0.43	0.20	0.91	0.74	0.43	0.67	0.11	0.03
	R statistic	0.65	0.00	0.22	-0.20	-0.11	-0.02	-0.06	0.22	0.96
C	p-value	0.03	0.03	0.46	0.14	0.46	0.057	0.09	0.63	0.03
	R statistic	0.59	0.98	-0.04	0.16	0.06	0.48	0.35	-0.52	0.91

During tidal cycle sampling (2014), average $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ranged from $-21.3 \pm 0.5 \text{ ‰}$ to $-19.8 \pm 0.4 \text{ ‰}$ and $2.9 \pm 0.6 \text{ ‰}$ to $4.1 \pm 0.6 \text{ ‰}$ respectively. No significant difference in isotopic signatures was found throughout the tidal cycle sampling. The isotopic signatures from tidal cycle sampling were significantly enriched in ^{13}C and poor in ^{15}N relative to POM sampled in 2013 (p-values < 0.001, Mann-Whitney).

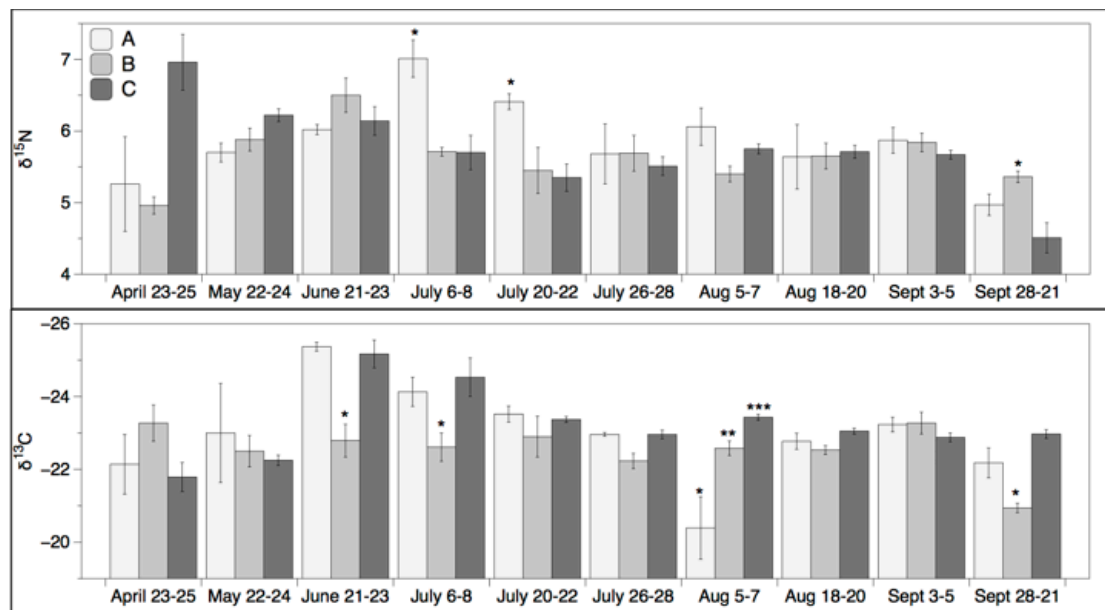


Figure 27 Carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and Nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) isotope signatures from 2013 nano- and pico-size POM sampling from sites A, B and C. Asterisks (*) signify significant differences between sites of the same sampling event.

4. Flow Cytometry

Picoeukaryotes and Picocyanobacteria account for 57% and 16% of observed variation of the total cell abundance respectively ($r^2 = 0.80$, DistLM, PRIMER). Picoeukaryotes dominated flow cytometry results, with an average concentration of $\sim 20,000$ cells ml^{-1} throughout the 2013 sampling season (Figure 28). The highest observed concentration ($> 50,000$ cells ml^{-1}) occurred at B in early July. All three sites experience a local maxima in May ($\sim 27,000$ cells ml^{-1}), followed by a local minima in late June ($\sim 7,000$ cells ml^{-1}); this minima coincides with maximal picocyanobacteria concentrations at all sites. Kendall correlation tests of non-transformed data reveal a weak, negative correlation ($\tau = -0.215$, $p < 0.001$) between picoeukaryote and picocyanobacteria, whereas all other pair-wise combinations of cell types have weak positive correlations ($\tau < 0.4$, $p < 0.05$). ANOVA tests on flow cytometry results reveal a significant effect of session ($p < 0.0001$, $F = 286.15$), site ($p < 0.0001$, $F = 16.32$), and an interaction between session and site ($p < 0.0001$, $F = 40.66$).

Results from sequential sampling session comparisons are marked in Figure 28. The effect of sampling site on each cell type was determined using ANOVA repeated measures tests; inter-site significant differences occurred for nanoeukaryotes ($p = 0.04$, $F = 3.78$), nanocyanobacteria ($p = 0.004$, $F = 5.77$), and picocyanobacteria ($p = 0.003$, $F = 6.18$). Paired t-tests show that sites A&B differed significantly in both pico- and nano-cyanobacteria abundances (holm adjustment, $p < 0.004$).

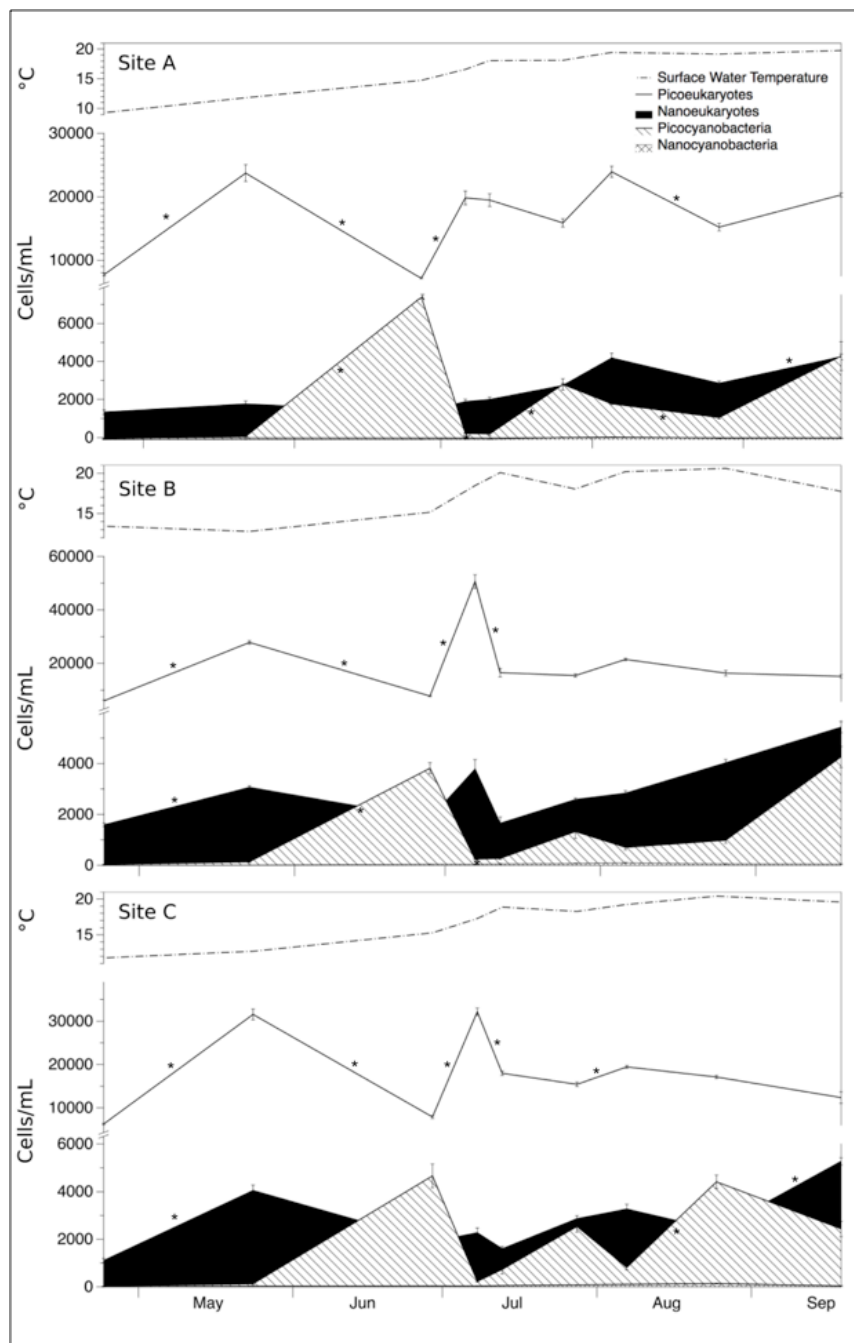


Figure 28 Flow Cytometry results (mean \pm SE cells mL^{-1}) and surface water temperature ($^{\circ}\text{C}$) for 2013 sampling of sites A, B, and C. Asterisks (*) represent a significant difference between sequential sampling sessions

5. Trophic Linkages

A total of 56 FAME were identified in *Venus verrucosa* digestive gland samples. From the early March to late March (2014), average FA concentration within digestive glands increased from 22.8 ± 6.2 mgFA/gDW ($n = 3$) to 38.1 ± 4.5 mgFA/gDW ($n = 5$). Late March digestive glands had significantly greater concentrations of PUFA, EFA (Essential Fatty Acids; $20:4\omega3 + 20:5\omega3 + 22:6\omega3$), BFA, and $\omega3$ FAs (Kruskal-Wallis, $p = 0.05$).

Between the three sampling dates (03, 19 and 31 March), the highest average dissimilarity was between the first and the last period (16.5%). Differences are explained by higher percentages of $20:5\omega3$ and $16:1\omega7$ in late March clams; whereas higher percentages of $22:6\omega3$, $18:1\omega9$, $22:4\omega6$ are found within clams collected at the beginning of the month.

Bivalve isotope results from digestive gland tissue were an average of 1.34 ± 0.30 ‰ more enriched in ^{13}C than muscle tissue. No difference in tissue $\delta^{15}\text{N}$ was detected. The $\delta^{15}\text{N}$ signature of concomitant nano- and pico-sized POM differed from bivalve tissue by an average of 3.49‰.

Using an enrichment factor of 1.3‰ ($\delta^{13}\text{C}$) and 2.9‰ ($\delta^{15}\text{N}$) for muscle tissue (McCutchan et al., 2003), and 0.19‰ ($\delta^{13}\text{C}$) and 2.23‰ ($\delta^{15}\text{N}$) for digestive gland tissue (McCutchan et al., 2003; Cabanellas-Reboredo et al., 2009), Figure 29 shows the isotopic signature predicted for the bivalve food source, which aligns closely with ebb tide POM sampling.

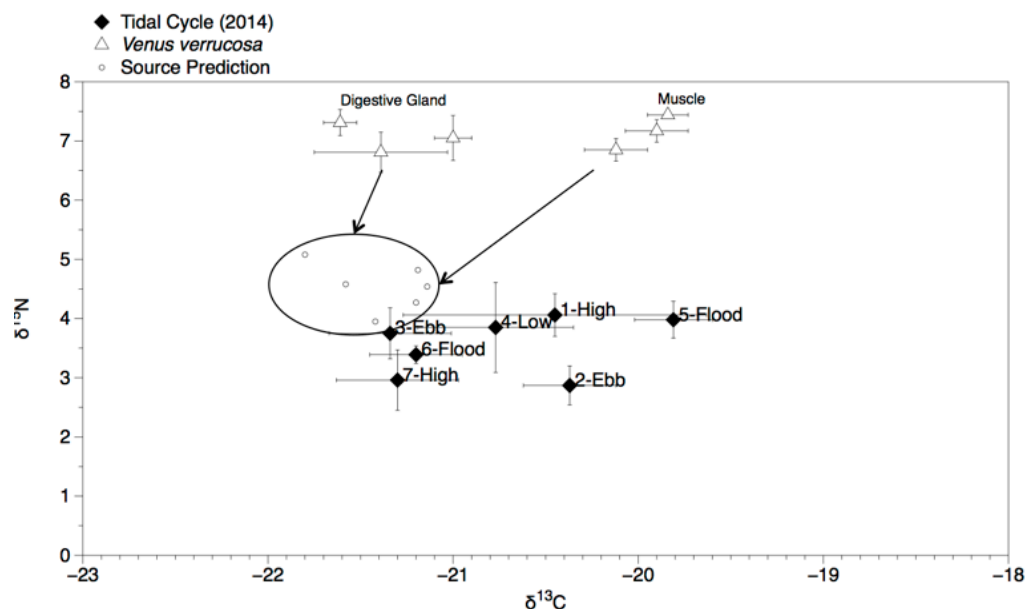


Figure 29 Carbon and Nitrogen isotopic signatures from 2014 sampling of POM and *Venus verrucosa* digestive gland and muscle tissue. Enrichment factors of 2.23 (N) and 0.19 (C) for digestive glands and 2.9 (N) and 1.3 (C) for muscle tissue were used to predict bivalve food source (McCutchan et al., 2003; Cabanellas-Reboredo et al., 2009)

6. Fatty Acid Biomarkers and Picoeukaryotes

Principal Coordinates Analysis (PCO, PRIMER) was used to simplify the FA dataset into fewer than 15 FAs per sampling site. Using the most abundant cell type, picoeukaryotes, and the simplified FA dataset, a distance-based linear model (DistLM) was applied. Model results suggested a relationship between picoeukaryote cell concentrations and fatty acids 16:4 ω 3, 18:3 ω 3, and 20:4 ω 6. Correlation results of potential picoeukaryote FA biomarkers (Tableau 11) reveal a strong and significant correlation between (16:4 ω 3 + 18:3 ω 3)/ ω 3 for sites B and C. This ratio is also significantly correlated with picoeukaryotes at site A, however the relationship is weaker. Relationships were also found between picoeukaryotes and prospective biomarkers 16:4 ω 3/ ω 3 and 18:3 ω 3/ ω 3.

Tableau 11 Correlations of potential FA biomarkers with picoeukaryotes for sites A, B, and C. Significant results in bold (n = 36)

	A	B	C
<u>16:4ω3</u> <u>$\Sigma\omega$3</u>	r=0.40 p=0.018	r=0.567 p=0.0003	r=0.475 p=0.003
<u>16:4ω3+18:3ω3</u> <u>$\Sigma\omega$3</u>	r=0.302 p=0.08	r=0.732 p=3.85e-7	r=0.785 p=1.45e-8
<u>18:3ω3</u> <u>$\Sigma\omega$3</u>	r=0.124 p=0.486	r=0.524 p=0.001	r=0.578 p=0.0002

VI. DISCUSSION (Partie 1)

1. Spatial Variability

Within all POM samples, high inter-replicate variability and high inter-sampling session similarity were observed in FA compositions. High inter-replicate variability in FA percent compositions has been documented in other spatial-temporal studies (Guest et al., 2010; Wyatt et al., 2010; Kelly & Scheibling, 2012). Guest et al., (2010) examined spatial variability in FA profiles between regions, between temperate reefs within a region, and within parts of plants. In all three spatial scales, the greatest variation in FA compositions was found among individual replicates. Our data corroborates such findings, emphasizing the need for multiple replicates and careful sample design.

Here, despite similar benthic habitats found at all three sampling locations, FA and flow cytometry results independently show significant effects of sampling site, session, and site/session interaction on

POM. While seasonal changes contribute to differences between sampling sessions, hydrodynamic differences likely account for variation between sites. Small islets shelter and mussel farms preserve sites B&C, while the remaining site (A) is exposed to westward swells from the English Channel. At the sheltered mussel bed site, high FA concentrations were observed. Mussel farms can alter local hydrodynamics and trap suspended particles between wooden poles (Grant et al., 2012). Moreover, remineralization of mussel biodeposits may also locally influence POM quantity and quality (McKindsey et al., 2011). The preserve, while a no-take fishing zone, is adjacent to the only inhabited island of Chausey, and may thus be influenced by human activity.

Sheltered sites appear to have a similar trophic resource status, as they resemble one another both in their PUFA/SFA ratio and the occurrence of phytoplankton FA biomarker “blooms”. ANOSIM results (Tableau 9) show that significant differences in sampling events were concurrent at these two sites. Furthermore, flow cytometry results at sheltered sites are similar, with both sites experiencing a rapid increase and decrease in picoeukaryote abundances during a 14-day period in early July. At the exposed site, picoeukaryote abundances are in accordance with values observed in the literature (Not et al., 2004), but do not attain values $> 20,000$, as found at sheltered sites. Moreover, the highest average abundance of picocyanobacteria (7500 ± 330 cells ml^{-1}) was found at the exposed site and is over 1.6-fold the highest abundance at sheltered sites.

Comparatively, while the exposed site is most removed from potential anthropogenic effects, due to its location and the direction of water movement, it exhibited poorer trophic resource quality (low PUFA/SFA), as well as the lowest seasonal variability in trophic resources. Lower concentrations of PUFA-rich picoeukaryotes may explain the lesser trophic resource potential of this site. Results may also be related to large wave amplitude, which has been suggested to cause relatively slower bivalve growth (Perez et al., 2013).

2. Temporal Variability

In spite of high inter-replicate variability, POM samples were globally very similar between sampling sessions. For example, all POM samples from April to September in the sheltered preserve had at least 72% similarity. By selecting for smaller POM components (0.7-20 μm), it is possible that marked seasonal signals (e.g. as blooms of large diatoms or flagellates $>20 \mu\text{m}$) were attenuated, increasing similarity between sampling events. However, this size limitation aimed to enhance the detection of changes in trophic resources in nano- and pico-ranges.

A large diversity of phytoplanktonic species can be found within nano- and pico-sized POM, including small diatoms and dinoflagellates, cyanobacteria, green algae, and haptophytes. At all three sites the relative percentages of diatom (16:1w7 and 20:5w3) (Viso & Marty, 1993; Meziane et al., 1997;

Dalsgaard et al., 2003; Kelly and Scheibling, 2012), prasinophyte (18:3 ω 3) (Dalsgaard et al. 2003), prymnesiophyte (18:4 ω 3) (Dalsgaard et al., 2003), and dinoflagellate (18:1 ω 9 and 22:6 ω 3) (Dalsgaard et al., 2003; Kelly and Scheibling, 2012) biomarkers increase from April to May. This observation corroborates previous findings at Chausey in 2011, where a May phytoplankton bloom was observed (Menet-Nedelec et al., 2013). However, this differs from classical phytoplankton dynamics in temperate coastal waters, whereby a pronounced spring diatom bloom is followed by rapid nutrient depletion, and a subsequent dinoflagellate bloom in late spring-early summer (Gailhard et al., 2002).

The presence of a May phytoplankton bloom at Chausey may be a result of tight benthic-pelagic coupling in the archipelago. Dense bivalve populations may also have a top-down effect on POM, reducing concentrations or even changing phytoplankton population dynamics (Prins et al., 1998; Strohmeir et al., 2008; Strohmeir et al., 2008). Moreover, benthic filter-feeders consuming pelagic resources transfer material into the sediment, where it can be remineralized and later released into the water column. Bivalve biodeposition and remineralization is well documented in shellfish farming regions, and results in the progressive release of nutrients to the water column, extending primary production into late spring and summer (Prins et al., 1998; Newell et al., 2002; Cugier et al., 2010). Correspondingly, diatom, prasinophyte, prymnesiophyte, and dinoflagellate biomarkers increase in late summer (Aug 5-7) at the sheltered sites (preserve and mussel bed area) and two weeks later at the exposed site (Aug 18-20). The presence of such high percentage “blooms” of phytoplankton biomarkers throughout the summer indicates that biodeposition and remineralization by bivalves may play an important role in phytoplankton dynamics at Chausey (McKindsey et al., 2011).

Among these phytoplankton taxonomic groups, picoeukaryotic prasinophytes (Chlorophyta) are found in high abundances in the English Channel year-round (Not et al., 2004). At Chausey, picoeukaryote abundances were extremely high throughout the sampling season, yet also displayed ephemeral and pronounced fluctuations. In the Western English Channel, Not et al., (2004) observed similar patterns of picoeukaryote concentrations, with abundances of 10,000-20,000 cells ml⁻¹ followed by sharp declines to ~2,500 cells ml⁻¹. Large decreases in the picoeukaryote population were found to recover in 15 days (Not et al., 2004). The increase in picoeukaryotes from ~ 8,000 to 50,000 cells ml⁻¹ in the protected area within a 9-day period suggests that an even more rapid and pronounced changes in picoeukaryote abundances are possible.

Picoplankton communities of mesotrophic environments are characterized by both picoeukaryotes and *Synechococcus* (Zubkov et al., 1998). Enumerated picocyanobacteria at Chausey are thus likely dominated by *Synechococcus* (Marie et al., 2010; Pittera et al., 2014). In the coastal Pacific a positive covariance was found between the *Synechococcus* and picoeukaryotes (Worden et al., 2004; Worden and Not, 2008). Similarities between *Synechococcus* and picoeukaryote nitrogen uptake may explain this relationship, yet the nature of this relationship is poorly understood (Worden and Not, 2008).

Contrastingly, we observe a significant, negative correlation between picocyanobacteria and picoeukaryotes. For instance, from April to May picoeukaryote and picocyanobacteria concentrations increase over ~ 5 -fold at the sheltered preserve. However, the sharp decrease in picoeukaryote abundances in June coincides with a ~ 28 -fold increase in picocyanobacteria. Such marked increases in picocyanobacteria, which coincide with local picoeukaryote minima, drive the observed negative correlation between these two cell types. While our results do not preclude an underlying positive trend between *Synechococcus* and picoeukaryotes, they suggest that picoeukaryotes may be more competitive at Chausey than picocyanobacteria, particularly in the late-spring and summer. *Micromonas pusilla*, the dominant picoeukaryote in the English Channel (Not et al., 2004) is a motile, phototactic prasinophyte (Crawford, 1992; Throndsen, 1973; Worden et al., 2008). Its ability to respond to a wide range of light conditions may explain its success, particularly in mixed waters (Masquelier et al., 2011).

Grazing and viral lysis represent two important causes of mortality for picoeukaryotes (Worden et al., 2004; Worden & Not, 2008; Bellec et al., 2009). In the coastal Pacific, 79% of photosynthetic picoplankton grazing occurred on picoeukaryotes, and only 21% on picocyanobacteria (Worden et al., 2004; Worden and Not, 2008). The lack of cell wall in some picoeukaryotes, such as *M. pusilla* and *Ostreococcus sp.*, may increase predation pressure on this group of organisms (Worden et al., 2004). In addition, viral lysis of the picoeukaryote *M. pusilla* is known to cause rapid changes in the species' abundance (Mayer & Taylor, 1979; Zingone et al., 1999; Lønborg et al., 2013b). As viral lysis releases nutrients into the water column, it may stimulate bacteria growth and primary production (Gobler et al., 1997; Brussaard, 2004; Lønborg et al., 2013b). This could explain the concurrence of high cyanobacteria concentrations and low picoeukaryote concentrations at Chausey.

While seasonal trends in fatty acids and picoeukaryotes were present, nano- and pico-sized POM within a tidal cycle did not reveal patterns between sampling points. This may be a result of limited replication per event (i.e. $n = 3$). Nonetheless, when samples were grouped into tidal regime, we observe significantly low concentrations of 16:0 and 18:0 PUFAs ($\mu\text{g FA}/\mu\text{g POM}$) during low tide. This reduction in POM quality may be caused by a decrease in mixing during slack waters, or an increase in resuspended sediment particles collected in low tide samples.

Tidal cycle isotope results differed significantly from all 2013 POM isotope data and evidence seasonality in POM quality. Nitrate (NO_3^-), which is more abundant in the water column in winter and spring, is relatively poor in ^{15}N in comparison with ammonia (NH_4^+) (Wada et al., 1975; Michener & Kaufman, 2007). Phytoplankton preferentially consume nitrate and rely on recycled ammonia when nitrate is scarce (Michener & Kaufman, 2007). Consequently, seasonal POM studies find an increasing $\delta^{15}\text{N}$ signature from spring through summer, as the system transitions from using ^{15}N poor nitrate to ^{15}N enriched ammonia (Wainright & Fry, 1994; Vizzini & Mazzola, 2003). $\delta^{15}\text{N}$ during tidal sampling in

late-March 2014 were significantly lower in ^{15}N compared to $\delta^{15}\text{N}$ from April through September 2013 suggesting both ammonia usage and nitrogen recycling from late spring to early fall at Chausey, or a shift in the dissolved inorganic nitrogen pool between sampling years.

Additionally, $\delta^{13}\text{C}$ in late-March (2014) POM was ^{13}C enriched relative to late-April through late-September sampling (2013). Phytoplankton becomes ^{13}C enriched in bloom conditions (Goering et al., 1990), whereas during summer production, more ^{12}C from respired carbon is available and $\delta^{13}\text{C}$ increases (Rolff, 2000). This enrichment suggests that new production was dominant in March (2014) and recycled production from late-April to late-September (2013). Alternatively, differences in carbon isotope signatures could be a result of macroalgae, which are highly abundant at Chausey. As macroalgae $\delta^{13}\text{C}$ values are more depleted in ^{13}C than POM (Goll  ty et al., 2010), a greater contribution of macroalgae to nano- and pico-size POM may account for the difference in $\delta^{13}\text{C}$ between late-March (2014) and late-April to late-September (2013).

3. Nano- and Pico- POM & Higher Trophic Levels

At the base of the food web, nano- and pico- POM is important resource for higher trophic levels, particularly bivalve larvae and adults (Cugier et al., 2010; Toupont et al., 2012a; Perez et al., 2013). Moreover, active bivalve feeding during warmer months can play a role in phytoplankton species succession, removing larger species and favoring picoplankton and cyanobacteria (Prins et al., 1998; Newell, 2004). Nanoplankton were previously considered as their most important trophic resource for bivalve larvae; however, experimentally fed larvae had similar growth rates when fed haptophytes (nanoplankton) or *Synechococcus* sp. (picoplankton) (Gallager et al., 1994). More recently, picophytoplankton have been found to account for 15-45% of mussel (*Mytilus edulis*) growth (Strohmeier et al., 2012), with mussel particle retention changing seasonally according to trophic resource availability (Strohmeier et al., 2012). While bivalves can consume non-phytoplankton POM components, including bacteria, detritus, and zooplankton (Stuart et al., 1982 ; Davenport et al., 2000; Lehane & Davenport, 2006 ; Prato et al., 2010), selective grazing of picoeukaryotic phytoplankton may be pronounced in the English Channel, due to the high abundance of *M. pusilla* and its lack of cell wall (Worden et al., 2004)

Sampling of *V. verrucosa* digestive gland and muscle tissue confirms that bivalves are consuming nano- and pico- POM. After subtracting hypothetical enrichment factors from muscle and digestive gland tissue, the resulting isotopic signatures closely align with POM sampled during ebb tide (2 hours prior to low tide). In general, most bivalve species have the highest filtration rates during ebb tide (Newell et al., 1998), when high chlorophyll concentrations are often observed (Saurel et al., 2007). At Chausey spring low tides occur in midday; thus, photosynthetic activity may have been maximal during

our sampling, 2-hours after low tide (14:00). However, feeding behavior also depends on environmental conditions, including current velocity (Newell et al., 2001). Because sampling was limited and because similarity in FA profiles among replicates was high, we recommend future studies increase sampling effort and include in situ feeding observations in order to confirm or refute this observed trend between digestive glands and ebb tide. Moreover, further work should be done to determine appropriate trophic enrichment factors at Chausey.

Nevertheless, bivalve isotope results clearly illustrate the need for selecting appropriate tissue types and enrichment factors in trophic studies. While exact enrichment factors between tissue and food source are still variable within the literature, it is well established that muscle tissue is ^{15}N and ^{13}C enriched in comparison with digestive gland tissue (DeNiro & Epstein, 1981; McCutchan et al., 2003; Deudero et al., 2009; Cabanellas-Reboredo et al., 2009). Lipids are depleted in ^{13}C and found in higher concentrations in digestive glands, while muscles have low lipid content (Lorrain et al., 2002; McCutchan et al., 2003). A comparative study found muscle tissue $+1.3 \pm 0.30\text{‰}$ more enriched in ^{13}C than its source (McCutchan et al., 2003). Data from Chausey independently corroborate this enrichment factor, as the average difference in $\delta^{13}\text{C}$ between muscle and digestive gland tissue for both species was $1.34 \pm 0.30\text{‰}$. Aside from differences in lipid content, different tissues can be used to infer specific aspects of the organism's environment. Digestive gland tissue has a high turnover rate, while muscle tissue has a low turnover rate (Lorrain et al., 2002; Deudero et al., 2009; Cabanellas-Reboredo et al., 2009). Thus, digestive gland tissue can be used to study short-term diet and is a good indicator of spatial variability, while muscle integrates diet and can be used to observe long-term trends (Deudero et al., 2009; Cabanellas-Reboredo et al., 2009).

4. Potential Picoeukaryote Biomarkers

Both 16:4 ω 3 and 18:3 ω 3, which tend to accumulate in Prasinophytes (Dalsgaard et al., 2003; Viso & Marty, 1993), are positively correlated with picoeukaryote abundances. As the Prasinophyte *M. pusilla* is ubiquitous in the English Channel, a correlation between these two FAs and picoeukaryotes is cogent. Of the proposed picoeukaryote FA biomarkers (16:4 ω 3+18:3 ω 3)/ ω 3 displays the strongest correlations across all sampling sites; however, while B and C are commensurate, weaker correlations are found at site A. This result is consistent with observed temporal similarity between B and C. Fluctuations in picoeukaryotes are less substantial at A, which could make correlations more difficult to ascertain. Further studies of nano- and pico-POM should be performed to validate the potential use of these biomarkers.

VII. CONCLUSION (Partie 1)

Understanding dynamics of nano- and pico-sized POM is essential to improve current knowledge of marine food webs and associated fishing industries within this important ecologic and economic region. Between the three sites within the Chausey Archipelago, we observe spatial differences in trophic resource quality and quantity, despite their similar benthic habitat. Sheltered sites appear to have more pronounced seasonal patterns, as well as higher quality trophic resources. At all sites, picoeukaryotes dominated the planktonic component of POM in term of abundances, reaching up to 50,000 cells ml⁻¹. We propose a novel biomarker, $(16:4\omega3+18:3\omega3)/\omega3$, which displayed significant correlations with picoeukaryote abundances. As Prasinophytes, specifically *M. pusilla*, are the dominant picoeukaryotes in the English Channel, the proposed ratios may be specific to the class or even genus level. Culture studies should be conducted to test the validity of the new FA biomarkers. Confirming a picoeukaryote biomarker is of great significance to future food web studies, particularly in relation to filter-feeding bivalves, as the relationship between resource availability, resource quality, and bivalve nutrition is still poorly understood. Our isotope results suggest that the bivalve, *V. verrucosa* (ubiquitous through the region), feeds on nano- and pico- POM most actively two hours before low tide. This finding should be confirmed by tests in different seasons and in different hydrodynamic regions. Results from this study not only provide insight into bivalve behavior and the seasonality of nano- and pico-sized POM, but also propose new tools, which may be used to further understand resource availability and transfer of picoeukaryotes through marine food webs.

VIII. ACKNOWLEDGEMENTS

We thank all the agencies that provided financial support to the DRIVER project: Fondation TOTAL, Conservatoire de l'Espace Littoral et des Rivages Lacustres, Syndicat Mixte Espaces Littoraux de la Manche, Direction Régionale de l'Environnement Basse-Normandie and Agence de l'Eau Seine Normandie. The authors also acknowledge the support by the Réseau Aquaculture Québec. We address special thanks to the littoral guards Pierre Scolan and Arnaud Guigny and project managers (SyMEL, France), to the technical staffs of the Centre de Recherche et d'Enseignement sur les Systèmes Côtiers (CRESCO, MNHN, Dinard, France) at Chausey for their help with sampling. We also thank Najet Thiney for help with fatty acid extraction and analysis and Claude Belzile for the use of the flow cytometry platform at the ISMER center. Many thanks to Cedric Hubas and Dominique Lamy for their assistance in tidal cycle sampling, and to Hervé Rybarczyk and Jean-Michel Mortillaro for help with statistical analysis.

Partie 2

Dynamique biannuelle de la qualité et de la quantité de la ressource trophique pélagique, et comparaison avec le compartiment benthique

I. RÉSUMÉ (Partie 2)

Au cours d'un second suivi, mené de mai à octobre 2014 sur un site de l'habitat des sables grossiers à *Glycymeris glycymeris* de l'archipel de Chausey, la dynamique des composantes pélagique et benthique de l'environnement trophique des bivalves a été étudiée qualitativement et quantitativement. Cette démarche vise à caractériser l'environnement trophique des recrues de bivalves dans sa globalité, afin de définir précisément les facteurs susceptibles d'influencer leur recrutement. De même qu'en 2013, nous avons combiné des méthodes d'analyses par cytométrie en flux, de la composition en acides gras et de l'isotopie stable du carbone et de l'azote pour caractériser la matière organique particulaire de la colonne d'eau et la matière organique benthique. L'analyse des résultats relatifs aux différents marqueurs des producteurs primaires et des communautés bactériennes des compartiments pélagique et benthique révèle une dynamique classique de floraisons printanières et automnales bornant une période de recyclage de la matière organique. Il existe une variabilité interannuelle de la ressource trophique pélagique car les densités de nanoplancton, de bactéries hétérotrophes, et les concentrations d'acides gras biomarqueurs de microalgues sont nettement supérieures en 2014 par rapport à l'année précédente. Ainsi, il est susceptible que le recrutement des bivalves diffère entre les deux années étant donné les différences qualitatives et quantitatives de l'environnement trophique décrit au cours de ces suivis. De plus, nous confirmons de nouveau que le ratio $(16:4\omega3+18:3\omega3)/\omega3$ proposé en 2013 constitue un très bon indice des densités de picoeucaryotes photosynthétiques, lors de ce suivi.

d'eau de mer chacune, sont filtrées sur des filtres Whatman® GF/F 47 mm (porosité 0,7 µm), en vue des analyses de la composition en acides gras et isotopiques. Une troisième série de 4,5 ml d'eau de mer est conservée dans des cryotubes et fixée au glutaraldéhyde 25% Grade I (Sigma-Aldrich G5882 ; concentration finale 0,1%), pour les analyses de cytométrie en flux.

L'ensemble de ces échantillons est conservé au congélateur -80°C jusqu'à leur traitement en laboratoire.

Lors de ce suivi, l'échantillonnage de la ressource trophique pélagique et benthique est effectué du 12 mai au 10 octobre, à une fréquence tri-mensuelle de mai à septembre, puis lors d'une date d'octobre, comptabilisant ainsi 16 dates d'échantillonnage (Tableau 12)

Tableau 12 Récapitulatif de la stratégie d'échantillonnage de la ressource trophique pélagique (Pélago) et benthique (Benthos) adoptée lors des suivis 2013 et 2014. Chaque mois est composé de quatre périodes. Les dates d'échantillonnage où les échantillons sont traités sont grises.

		Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre
2013	Pélagos							
2014	Pélagos							
	Benthos							

2. Analyses de la ressource trophique du suivi 2014

Ressource trophique pélagique. Les analyses de cytométrie en flux, de la composition en acides gras et des signatures isotopiques des échantillons de la ressource trophique pélagique sont réalisées tel que décrits dans la Partie 1.

Ressource trophique benthique. Une fois décongelées, les carottes sédimentaires sont homogénéisées et séparées en deux parties égales afin de réaliser les analyses de la composition en acides gras et d'isotopie stable sur le même échantillon. Pour la première analyse, $547 \pm 3,3$ mg de sédiments homogénéisés et lyophilisés (24h) sont extraits et traités tel que décrit dans la Partie 1. Pour la seconde analyse, entre 1,5 et 2 mg de sédiment sont acidifiés pendant 24h, en ajoutant 1,5 ml d'acide chlorhydrique (HCl) 10% à chaque échantillon, afin d'éliminer les carbonates. Les échantillons sont ensuite lyophilisés de nouveau pendant 24h, puis encapsulés dans des capsules en argent.

Les résultats obtenus par l'analyse de cytométrie en flux sont les densités (cellules ml^{-1}) de pico- et nanoeucaryotes, de pico- et nanocyanobactéries et de bactéries HNA et LNA. Les résultats obtenus par l'analyse des acides gras sont des concentrations d'acides gras ($\mu\text{g g}^{-1}_{\text{MES}}$ et $\text{mg g}^{-1}_{\text{sédiment}}$) et des

proportions (%) relatives à la concentration totale d'acide gras d'un échantillon. Les résultats obtenus par l'analyse de l'isotopie stable du carbone (^{13}C) et de l'azote (^{15}N) sont les différences de proportion (‰) du carbone 13 (noté $\delta^{13}\text{C}$) et d'azote 15 (noté $\delta^{15}\text{N}$) par rapport à celles des standards internationaux (c.f. Partie 1).

3. Analyse des données

Les différences de densités moyennes des groupes composants la communauté planctonique (i.e. les fractions pico- et nano des eucaryotes et cyanobactéries, bactéries HNA et LNA, obtenus par l'analyse de cytométrie en flux), de concentrations et d'abondances relatives moyennes d'acides gras (i.e. 18:4 ω 3, 20:5 ω 3 et 22:6 ω 3), de classes d'acides gras (i.e. SFA, BFA, MUFA, PUFA, EPA) et de rapports entre certains acides gras (i.e. DHA/EPA, 18:1 ω 7/18:1 ω 9 et (16:4 ω 3+18:3 ω 3)/ ω 3), et des signatures isotopiques du ^{13}C et ^{15}N , sont testées entre deux dates consécutives du suivi de l'année 2014, sur l'ensemble des deux années de suivi et entre les mois de chacune des deux années (Tableau 13). Les tests statistiques utilisés sont une ANOVA à un facteur suivi d'un test post-hoc de Tukey HSD. Les conditions d'application de ces tests paramétriques sont vérifiées par l'utilisation d'un test de Shapiro-Wilk (normalité) sur les résidus de l'ANOVA à un facteur et un test de Bartlett (homoscédasticité). Si nécessaire, les données brutes sont transformées [$\log(x+1)$ ou racine carré]. En cas de non-normalité ou d'hétéroscédasticité, des tests, non-paramétriques de comparaison de moyenne, de Kruskal-Wallis sont effectués. Le seuil de significativité utilisé pour les tests de normalité, d'homoscédasticité et de comparaisons de moyennes est $\alpha < 0,05$.

La corrélation entre les densités de picoeucaryotes et les valeurs du ratio (16:4 ω 3+18:3 ω 3)/ ω 3 est réalisée sur les données du suivi 2014 seulement et sur les données regroupées des deux suivis. Afin de tester la représentativité de ce ratio en tant que « proxy » de la densité du picoplancton eucaryote, nous avons utilisé des tests de significativité du coefficient de corrélation r de Pearson. Lorsque la distribution conjointe des variables n'est pas bi-normale, des tests non-paramétriques du coefficient de corrélation des rangs ρ de Spearman sont effectués. Le seuil de significativité utilisé est $\alpha < 0,05$. Ces analyses sont réalisées à l'aide du logiciel R version 2.14.0 sous l'interface RStudio version 0.98.501.

III. RÉSULTATS (Partie 2)

1. Cytométrie

La densité moyenne de picoeucaryotes planctoniques est de 17330 ± 952 cellules mL^{-1} et varie de 7307 ± 430 cellules mL^{-1} le 18 mai à 39673 ± 1077 cellules mL^{-1} le 11 juin 2014. A l'exception des 9 et 15 août 2014, la densité moyenne de picoeucaryotes planctoniques varie significativement entre deux dates consécutives ($p < 0,05$; Figure 31a). A l'échelle interannuelle, la densité moyenne de picoeucaryotes planctoniques sur l'ensemble des suivis ne varie pas ($p > 0,05$), mais elle diffère entre les mois de mai, juin et août 2013 et 2014 ($p < 0,05$; Tableau 13).

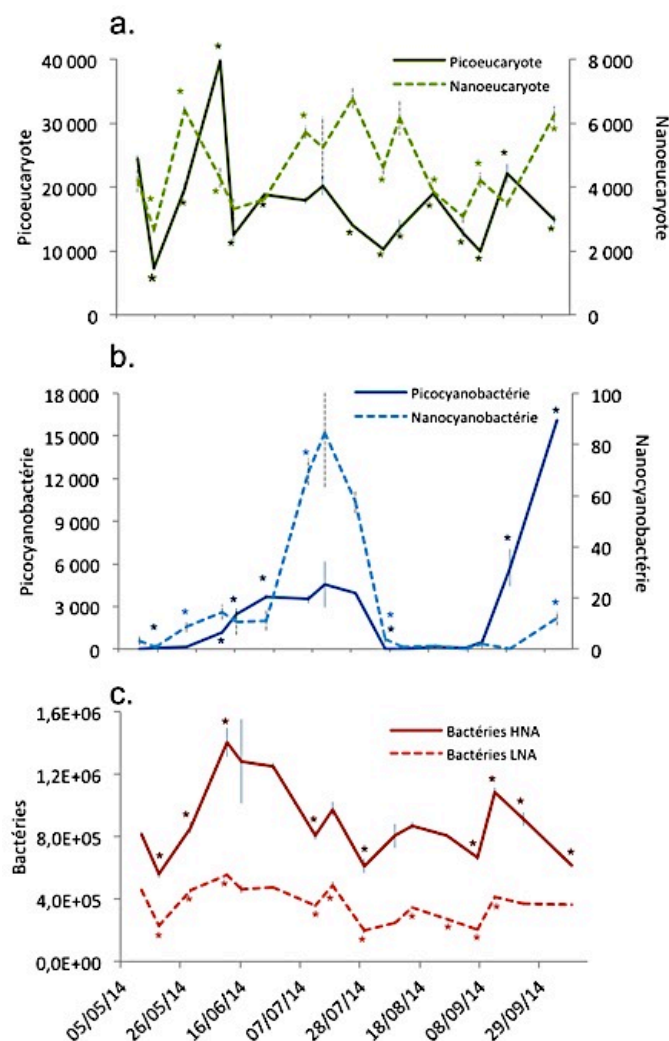


Figure 31 Densité (cellules l^{-1} ; moyenne \pm SE) du pico- ($< 2 \mu\text{m}$) et nanoplancton ($< 20 \mu\text{m}$) lors du suivi 2014 **a.** Eucaryotes **b.** Cyanobactéries **c.** Bactéries hétérotrophes. HNA = High Nucleic Acids content ; LNA = Low Nucleic Acids content

La densité moyenne de nanoeucaryotes planctoniques est de 4616 ± 164 cellules ml^{-1} et varie de 2652 ± 104 cellules ml^{-1} le 18 mai à 6775 ± 320 cellules ml^{-1} le 29 juillet 2014 (Figure 28a). La densité moyenne de nanoeucaryotes planctoniques fluctue significativement lors du mois mai, augmente significativement mi-septembre et la dernière semaine des mois de juin et septembre et diminue significativement la première et troisième semaine du mois d'août 2014 ($p < 0,05$; Figure 31a). La densité moyenne de nanoeucaryotes planctoniques sur l'ensemble des suivis est significativement supérieure en 2014 par rapport à 2013 ($p < 0,05$), et plus précisément cette différence est présente entre tous les mois de 2013 et 2014 ($p < 0,05$; Tableau 13).

La fraction picoplanctonique représente en moyenne $80 \pm 1\%$ de la composante eucaryotique du seston échantillonné en 2014 et elle est significativement inférieure à celle de 2013 qui atteignait une valeur moyenne de 87% ($p < 0,05$). La densité totale de cellule eucaryotique pélagique ne diffère pas entre 2013 et 2014 (Tableau 13).

Tableau 13 Résumé des résultats des comparaisons de moyennes, réalisées entre les deux années de suivi 2013 et 2014, et entre chaque mois de ces deux années, sur les variables de la ressource trophique pélagique. Les astérisques (*) représentent les différences significatives entre deux moyennes ($p < 0,05$). *ns* : non-significatif

		Variable	Année	Mois				
				Mai	Juin	Juillet	Aout	Septembre
Cytométrie en flux	Densité (cellules.mL ⁻¹)	Pico- <i>Eucaryote</i>	<i>ns</i>	*	*	<i>ns</i>	*	<i>ns</i>
		<i>Cyanobactérie</i>	<i>ns</i>	*	*	*	*	*
		Nano- <i>Eucaryote</i>	*	*	*	*	*	*
		<i>Cyanobactérie</i>	*	*	*	<i>ns</i>	*	*
		Total Eucaryote	<i>ns</i>	*	*	*	*	<i>ns</i>
		Bactéries <i>LNA</i>	*	<i>ns</i>	*	*	*	*
		<i>HNA</i>	*	<i>ns</i>	*	*	<i>ns</i>	*
	Abondance relative (%)	<i>Picoeucaryote/Total Eucaryotes</i>	*	*	<i>ns</i>	*	*	<i>ns</i>
		<i>Bactéries HNA/Total Bactéries</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	*	<i>ns</i>	*	*
Composition des acides gras	Concentration (µg.g ⁻¹)	<i>Total FA</i>	*	*	<i>ns</i>	*	*	*
		<i>SFA</i>	*	*	<i>ns</i>	*	*	*
		<i>BFA</i>	*	<i>ns</i>	*	*	*	*
		<i>MUFA</i>	*	*	*	*	<i>ns</i>	*
		<i>PUFA</i>	*	<i>ns</i>	*	*	<i>ns</i>	*
		<i>EFA</i>	*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	*	<i>ns</i>	*
		<i>18:4ω3</i>	*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	*	<i>ns</i>	*
		<i>20:5ω3 (EPA)</i>	*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	*	<i>ns</i>	*
		<i>22:6ω3 (DHA)</i>	*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	*	<i>ns</i>	*
	Abondance relative (%)	<i>SFA</i>	*	<i>ns</i>	*	*	<i>ns</i>	*
		<i>BFA</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
		<i>MUFA</i>	*	<i>ns</i>	*	*	<i>ns</i>	*
		<i>PUFA</i>	*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	*	<i>ns</i>	*
		<i>EFA</i>	<i>ns</i>	*	<i>ns</i>	*	*	*
		<i>18:4ω3</i>	*	*	<i>ns</i>	*	<i>ns</i>	*
		<i>20:5ω3 (EPA)</i>	*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	*	*	*
		<i>22:6ω3 (DHA)</i>	<i>ns</i>	*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	*	*
	Rapport	<i>DHA/EPA</i>	*	*	<i>ns</i>	*	*	<i>ns</i>
		<i>(16:4ω3+18:3ω3)/ω3</i>	*	<i>ns</i>	*	<i>ns</i>	*	<i>ns</i>
		<i>18:1ω7/18:1ω9</i>	*	<i>ns</i>	*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	*
Isotopie		$\delta^{13}C$	<i>ns</i>	<i>ns</i>	*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	*
		$\delta^{15}N$	*	<i>ns</i>	*	*	*	*

La densité moyenne des picocyanobactéries planctoniques est de 2628 ± 512 cellules mL⁻¹ et varie de $8 \pm 4,7$ cellules mL⁻¹ le 12 mai à 16115 ± 53 cellules mL⁻¹ le 10 octobre 2014 (Figure 31b). La densité moyenne de picocyanobactéries planctoniques augmente significativement de mai jusqu'à fin juin 2014 avant de se stabiliser autour de 4000 cellules mL⁻¹, puis diminue significativement fin juillet,

et augmente de la mi-septembre jusqu'à la mi-octobre ($p < 0,05$; Figure 31b). La densité moyenne de picocyanobactéries planctoniques sur l'ensemble des suivis ne diffère pas entre 2013 et 2014 ($p > 0,05$), cependant elle est significativement différente entre chacun des mois des deux suivis ($p < 0,05$; Tableau 13).

La densité moyenne des nanocyanobactéries planctoniques est de $18 \pm 3,4$ cellules ml^{-1} et varie de 0 cellules ml^{-1} les 07 et 23 septembre à $85 \pm 21,3$ cellules ml^{-1} le 18 juillet 2014 (Figure 31b). La densité moyenne de nanocyanobactéries planctoniques montre deux augmentations significatives le 28 mai et 10 octobre 2014 et un pic majeur le 18 juillet 2014, caractérisé par une augmentation et une diminution significatives autour de cette date ($p < 0,05$; Figure 31b). La densité moyenne de nanoeucaryotes planctoniques sur l'ensemble des suivis est significativement supérieure en 2013 par rapport à 2014 ($p < 0,05$), et plus précisément cette différence entre les années est observée les mois de mai, juin, août et septembre ($p < 0,05$; Tableau 13).

La densité moyenne de bactéries LNA planctoniques est de $369 \times 10^3 \pm 31 \times 10^3$ cellules ml^{-1} et varie de $200 \times 10^3 \pm 20 \times 10^3$ cellules ml^{-1} le 29 juillet à $554 \times 10^3 \pm 12 \times 10^3$ cellules ml^{-1} le 11 juin 2014 (Figure 31c). A l'exception du mois de juillet et de la mi-septembre à fin octobre, la densité moyenne de bactéries LNA planctoniques fluctue significativement entre deux dates consécutives ($p < 0,05$; Figure 31c), et sur l'ensemble du suivi 2014, elle est significativement supérieure à celle de 2013 et diffère, à partir de juin, pour chaque mois des suivis ($p < 0,05$; Tableau 13).

La densité moyenne de bactéries HNA planctoniques est de $897 \times 10^3 \pm 13 \times 10^3$ cellules ml^{-1} et varie de $560 \times 10^3 \pm 24 \times 10^3$ cellules ml^{-1} le 18 mai à $1404 \times 10^3 \pm 91 \times 10^3$ cellules ml^{-1} le 11 juin 2014 (Figure 31c). La densité moyenne de bactéries HNA planctoniques fluctue significativement du début du suivi jusqu'à mi-juin, la première et dernière semaine de juillet, puis du 27 août 2014 jusqu'à la fin du suivi ($p < 0,05$; Figure 31c). La densité moyenne de bactéries HNA planctoniques est significativement supérieure en 2014 par rapport à 2013, particulièrement les mois de juin, juillet et septembre ($p < 0,05$; Tableau 13).

Les bactéries HNA représentent, pour les deux années ($p > 0,05$), $70,1 \pm 0,65\%$ de la composante bactérienne planctonique.

2. Acides gras

a. Colonne d'eau

La concentration totale des 44 acides gras identifiés dans la colonne d'eau (Annexe 8, 10) lors du suivi de 2014 est de $10,2 \pm 0,8 \mu\text{g g}^{-1}$, variant de $4,4 \pm 1,3 \mu\text{g g}^{-1}$ le 17 juin à $18,4 \pm 6,1 \mu\text{g g}^{-1}$ le 13 septembre 2014, est significativement supérieure à celle de 2013 ($p < 0,05$; Figure 32a ; Tableau 13).

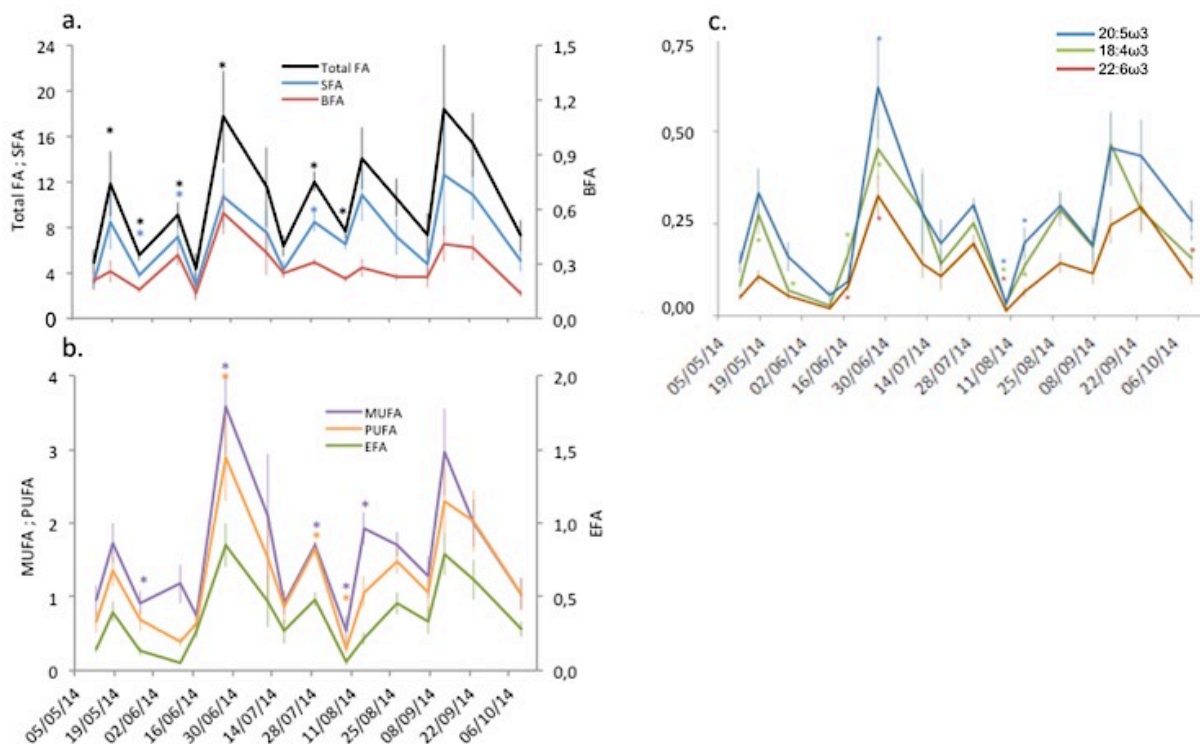


Figure 32 Dynamique de la concentration moyenne ($\mu\text{g g}^{-1}_{\text{MES}} \pm \text{SE}$) en **a.** acides gras totaux, SFA et BFA, **b.** MUFA, PUFA et EFA et **c.** 20:5ω3, 18:3ω3 et 22:6ω3, dans la colonne d'eau lors du suivi 2014. Les astérisques (*) symbolisent une différence significative avec la date précédente ($p < 0,05$). FA : Acides gras ; SFA : acides gras saturés ; MUFA : acides gras monoinsaturés ; PUFA : Acides gras polyinsaturés ; BFA : Acides gras branchés ; EFA : Acides gras essentiels

Au cours du suivi 2014, la proportion moyenne des SFA, BFA, MUFA, PUFA et EFA sont respectivement de $69 \pm 1,1\%$, $2,9 \pm 0,1\%$, $15,9 \pm 0,6\%$, $12,4 \pm 0,6\%$ et $3,7 \pm 0,2\%$; et varient entre $59 \pm 1,8\%$ le 27 juin et $86 \pm 2,8\%$ le 09 août, $2,0 \pm 0,2\%$ le 10 octobre et $4,1 \pm 0,2\%$ le 12 mai, $6,9 \pm 2,2\%$ le 09 août et $21,0 \pm 1,3\%$ le 27 juin, $3,8 \pm 0,6\%$ le 09 août et $15,0 \pm 2,5\%$ le 27 août et entre $0,6 \pm 0,04\%$ le 11 juin et $7,0 \pm 2,65\%$ le 17 juin (Figure 33a ; Figure 34a). Les concentrations moyennes des SFA, BFA, MUFA, PUFA et EFA sont de $7,1 \pm 0,6 \mu\text{g g}^{-1}$, $0,3 \pm 0,02 \mu\text{g g}^{-1}$, $1,6 \pm 0,1 \mu\text{g g}^{-1}$, $1,6 \pm 0,1 \mu\text{g g}^{-1}$ et $0,36 \pm 0,04 \mu\text{g g}^{-1}$ (Figure 32ab). La proportion moyenne des SFA est significativement inférieure en 2014 par rapport à

2013 ($p < 0,05$; Tableau 13). Les proportions moyennes des MUFA et PUFA, et les concentrations moyennes des SFA, BFA, MUFA, PUFA et EPA sont significativement supérieures en 2014 par rapport à celles de 2013 ($p < 0,05$; Tableau 13). Les proportions moyennes des BFA et EPA ne diffèrent pas entre les deux années ($p > 0,05$; Tableau 13)

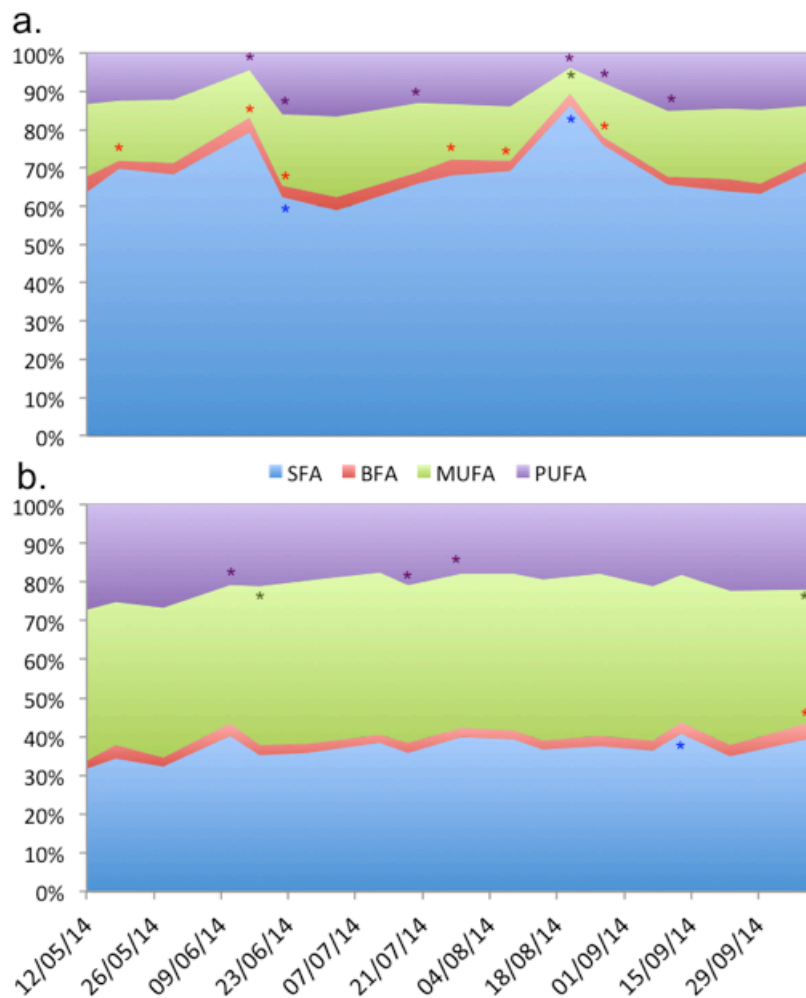


Figure 33 Dynamique de l'abondance relative moyenne (% \pm SE) en SFA, BFA, MUFA et PUFA dans **a.** la colonne d'eau et **b.** le sédiment, lors du suivi 2014. Les astérisques (*) symbolisent une différence significative avec la date précédente ($p < 0,05$). SFA : acides gras saturés ; BFA : Acides gras branchés ; MUFA : acides gras monoinsaturés ; PUFA : Acides gras polyinsaturés

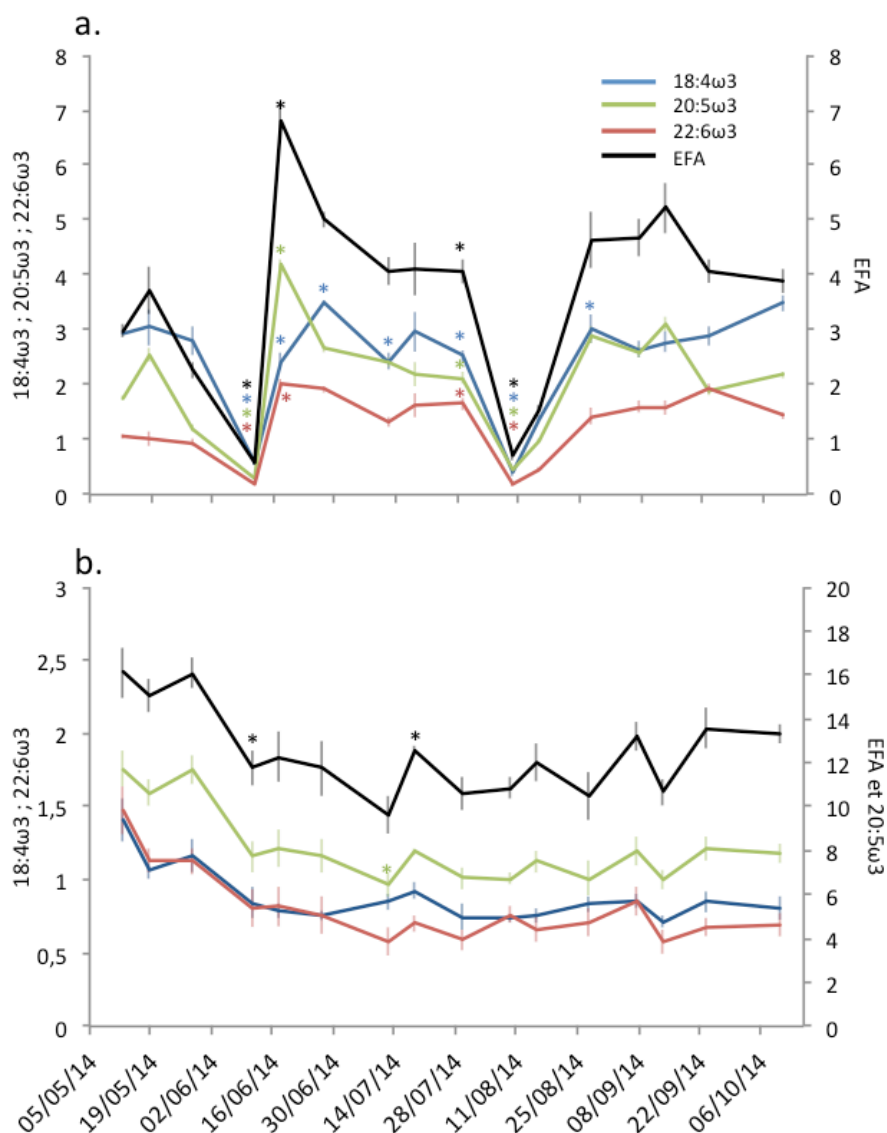


Figure 34 Dynamique de l'abondance relative moyenne (% ± SE) en 18:3ω3, 20:5ω3, 22:6ω3 et EFA dans **a.** la colonne d'eau et **b.** le sédiment, lors du suivi 2014. Les astérisques (*) symbolisent une différence significative avec la date précédente ($p < 0,05$). EFA : Acides gras essentiels

Les pourcentages moyens du 18:4ω3, 20:5ω3 et 22:6ω3 sont de $3,7 \pm 0,2\%$, $2,1 \pm 0,15\%$ et $1,27 \pm 0,08\%$, respectivement ; et varient entre $0,6 \pm 0,04\%$ le 11 juin et $7,0 \pm 2,65\%$ le 17 juin, $0,3 \pm 0,02\%$ le 11 juin et $4,2 \pm 0,45\%$ le 17 juin et $0,2 \pm 0,07\%$ le 09 aout et $2,0 \pm 0,16\%$ le 17 juin (Figure 34a). Les concentrations moyennes du 18:4ω3, 20:5ω3 et 22:6ω3 sont de $0,36 \pm 0,04 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$, $0,21 \pm 0,02 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ et $0,13 \pm 0,01 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ (Figure 32c). La proportion moyenne de 20:5ω3 et les concentrations moyennes de 18:4ω3, 20:5ω3 et 22:6ω3 lors du suivi saisonnier 2014 sont significativement supérieurs à celles

obtenue en 2013 ($p < 0,05$; Tableau 13), alors que les proportions de $18:4\omega3$ et $22:6\omega3$ sont identiques entre les deux années ($p > 0,05$; Tableau 13).

Les valeurs moyennes des rapports DHA/EPA, $18:1\omega7/18:1\omega9$ et $(16:4\omega3+18:3\omega3)/\omega3$ sont de $0,62 \pm 0,02$, $0,70 \pm 0,02$ et $0,32 \pm 0,01$; et varient de $0,31 \pm 0,03$ à $1,02 \pm 0,11$, de $0,49 \pm 0,01$ à $1,12 \pm 0,9$ et $0,18 \pm 0,01$ à $0,49 \pm 0,02$, respectivement (Figure 35a). Les rapports $18:1\omega7/18:1\omega9$ et $(16:4\omega3+18:3\omega3)/\omega3$ ont des valeurs moyennes significativement supérieures en 2014 alors que le rapport DHA/EPA de 2014 est significativement inférieur à celui de 2013 ($p < 0,05$; Tableau 13)

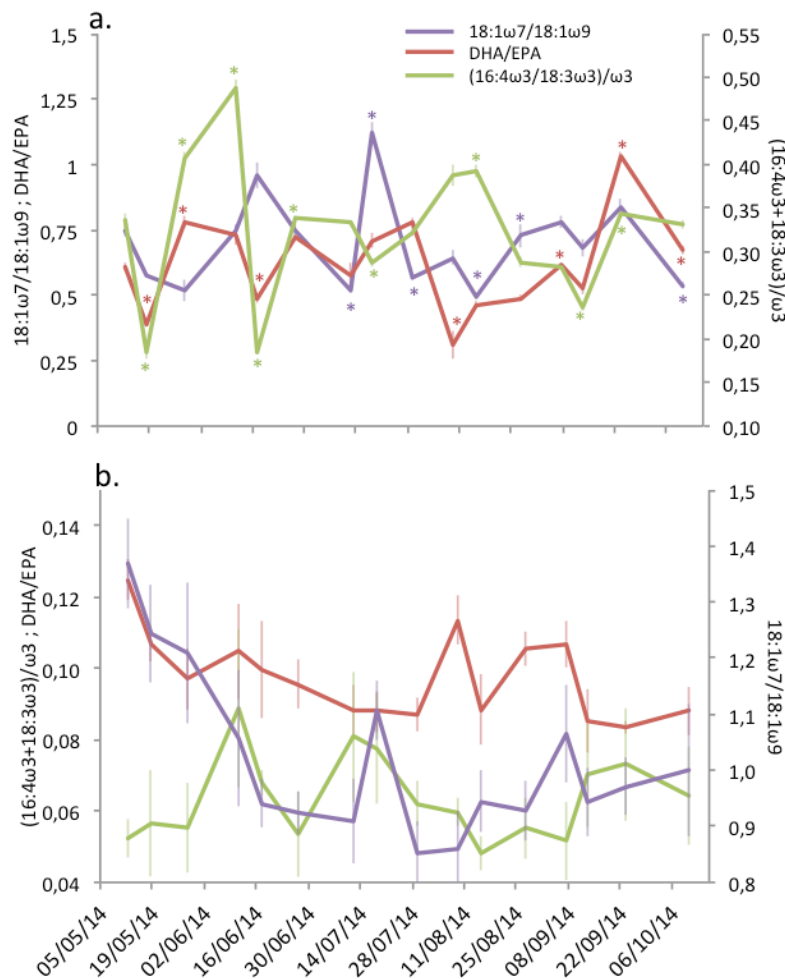


Figure 35 Dynamique de l'abondance relative moyenne (% \pm SE) en $18:1\omega7/18:1\omega9$, DHA/EPA et $(16:4\omega3+18:3\omega3)/\omega3$ dans **a.** la colonne d'eau et **b.** le sédiment, lors du suivi 2014. Les astérisques (*) symbolisent une différence significative avec la date précédente ($p < 0,05$). DHA : acide docosahexaénoïque ($22:6\omega3$) ; EPA : acides eicosapentaénoïque ($20:5\omega3$)

b. Sédiment

La concentration totale moyenne des 50 acides gras identifiés dans le sédiment (Annexe 9, 11) est de $0,11 \pm 0,02 \text{ mg g}^{-1}$ et varie entre $0,05 \pm 0,01 \text{ mg g}^{-1}$ le 10 octobre et $0,20 \pm 0,03 \text{ mg g}^{-1}$ le 27 août 2014 (Figure 36a).

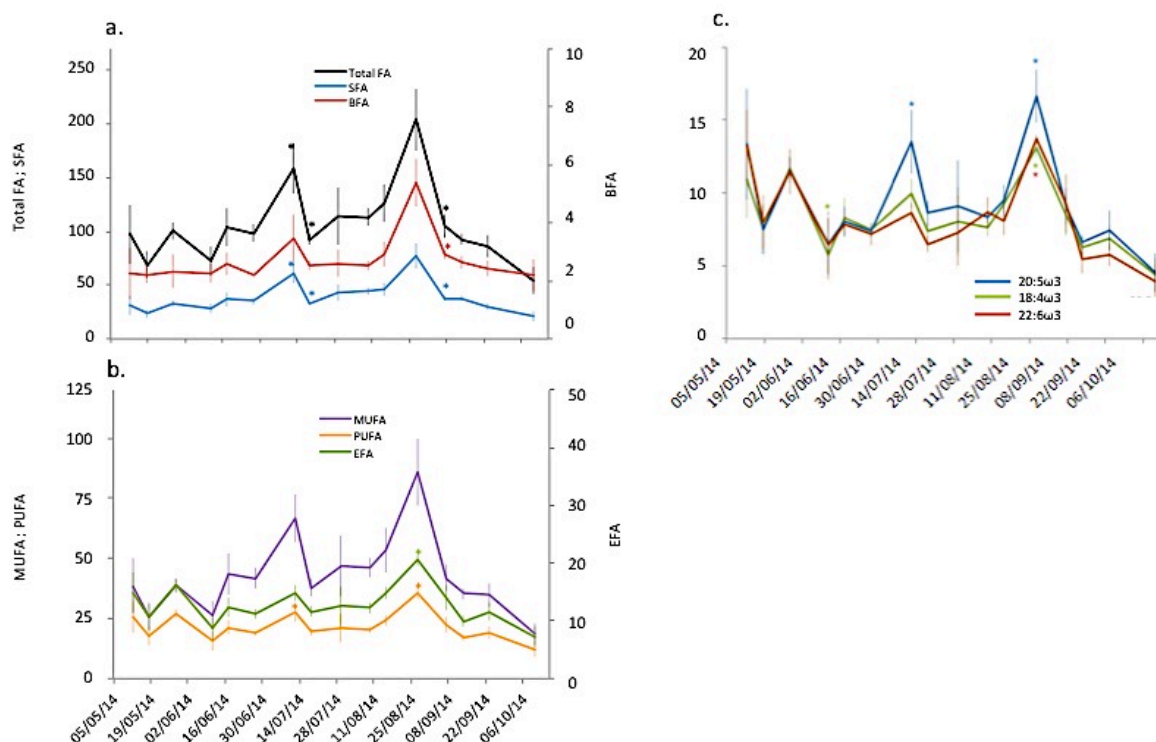


Figure 36 Dynamique de la concentration moyenne ($\mu\text{g g}^{-1} \text{ Sédiment} \pm \text{SE}$) en **a.** acides gras totaux, SFA et BFA **b.** MUFA, PUFA et EFA et **c.** 20:5 ω 3, 18:3 ω 3 et 22:6 ω 3, dans le sédiment lors du suivi 2014. Les astérisques (*) symbolisent une différence significative avec la date précédente ($p < 0,05$). FA : Acides gras ; SFA : acides gras saturés ; MUFA : acides gras monoinsaturés ; PUFA : Acides gras polyinsaturés ; BFA : Acides gras branchés ; EFA : Acides gras essentiels

Au cours du suivi saisonnier de 2014, les proportions moyennes des SFA, BFA, MUFA, PUFA, EFA de la totalité des acides gras sont de $36 \pm 2,0\%$, $2,7 \pm 0,4\%$, $39,5 \pm 1,6\%$, $21,0 \pm 1,8\%$ et $12,5 \pm 1,2\%$; et elles varient de $31 \pm 1,1\%$ le 12 mai à $41 \pm 1,3\%$ le 13 septembre, de $2,1 \pm 0,2\%$ le 12 juillet à $4,1 \pm 0,3\%$ le 10 octobre, de $34,3 \pm 1,2\%$ le 10 octobre à $42,3 \pm 1,1\%$ le 27 juin, de $17,4 \pm 0,8\%$ le 12 juillet à $27,2 \pm 1,7\%$ et de $9,6 \pm 0,8\%$ le 12 juillet à $16,1 \pm 1,1\%$ le 12 mai, respectivement (Figure 33b ; Figure 12b). Les concentrations moyennes des SFA, BFA, MUFA, PUFA et EFA sont respectivement de $39 \pm 1 \mu\text{g g}^{-1}$, $2,7 \pm 0,6 \mu\text{g g}^{-1}$, $43 \pm 10 \mu\text{g g}^{-1}$, $22 \pm 4 \mu\text{g g}^{-1}$ et $12,7 \pm 2 \mu\text{g g}^{-1}$; et elles fluctuent entre $1 \pm 4 \mu\text{g g}^{-1}$ et $77 \pm 12 \mu\text{g g}^{-1}$, $2,20 \pm 0,6 \mu\text{g g}^{-1}$ et $5,4 \pm 0,8 \mu\text{g g}^{-1}$, $19 \pm 4 \mu\text{g g}^{-1}$ et $86 \pm 14 \mu\text{g g}^{-1}$, $12 \pm 3 \mu\text{g g}^{-1}$ et

$35 \pm 3 \mu\text{g g}^{-1}$ et entre $7,2 \pm 1,7 \mu\text{g g}^{-1}$ et $20,5 \pm 1,0 \mu\text{g g}^{-1}$, avec les valeurs minimales et maximales atteintes le 10 octobre et le 27 août 2014, respectivement (Figure 36ab).

Les pourcentages moyens du 18:4 ω 3, 20:5 ω 3 et 22:6 ω 3 sont de $0,88 \pm 0,11\%$, $8,15 \pm 0,99\%$ et $0,81 \pm 0,15\%$, respectivement ; et variant entre $0,71 \pm 0,04\%$ le 13 septembre et $1,41 \pm 0,15\%$ le 12 mai, entre $6,4 \pm 0,5\%$ le 12 juillet et $11,7 \pm 0,8\%$ le 12 mai 2014 et entre $0,58 \pm 0,09\%$ le 12 juillet et $1,47 \pm 0,16\%$ le 12 mai 2014 (Figure 34b). Les concentrations moyennes des acides gras 18:4 ω 3, 20:5 ω 3 et 22:6 ω 3 sont de $9,2 \pm 2,2 \mu\text{g g}^{-1}$, $8,3 \pm 1,6 \mu\text{g g}^{-1}$ et $8,2 \pm 1,2 \mu\text{g g}^{-1}$ et varient respectivement de $0,5 \pm 0,1 \mu\text{g g}^{-1}$ le 10 octobre à $17 \pm 0,2 \mu\text{g g}^{-1}$ le 27 août, de $4,4 \pm 1,2 \mu\text{g g}^{-1}$ le 10 octobre à $13,1 \pm 0,7 \mu\text{g g}^{-1}$ le 27 août et de $3,9 \pm 2,5 \mu\text{g g}^{-1}$ le 13 septembre à $13,7 \pm 9,7 \mu\text{g g}^{-1}$ le 27 août 2014 (Figure 36c).

Les valeurs moyennes des rapports DHA/EPA et 18:1 ω 7/18:1 ω 9 sont de $0,10 \pm 0,01$ et $1,02 \pm 0,10$, et varient respectivement de $0,08 \pm 1,8 \times 10^{-3}$ le 23 septembre à $0,12 \pm 5,9 \times 10^{-3}$ le 12 mai et de $1,37 \pm 0,06$ le 29 juillet à $0,85 \pm 0,08$ le 12 mai 2014 (Figure 35b).

L'ensemble des variables utilisées pour la description de la composition lipidique du suivi 2014 diffère significativement entre le milieu pélagique et benthique ($p < 0,05$).

3. Isotopie stable

a. Colonne d'eau

La signature isotopique moyenne du carbone est de $-22,9 \pm 0,2\text{‰}$ et comprise entre $-24,0 \pm 0,4\text{‰}$ le 07 septembre et $-20,7 \pm 0,1\text{‰}$ le 18 mai 2014. Une augmentation et une diminution significatives ($p < 0,05$) de cette variable sont observées, respectivement le 18 mai et le 07 septembre (Figure 37a). Il n'y a pas de différence significative du $\delta^{13}\text{C}$ entre les deux années de suivi ($p > 0,05$) bien que des différences significatives soient observées lors des mois de juin et septembre entre les deux années ($p < 0,05$; Tableau 13). La signature isotopique moyenne de l'azote est de $6,5 \pm 0,1\text{‰}$ et comprise entre $5,1 \pm 0,3\text{‰}$ le 12 mai et $7,4 \pm 0,1\text{‰}$ le 17 juin 2014. Des variations significatives ($p < 0,05$) de cette variable sont observées lors des 5 premières dates du suivi 2014, i.e. du 12 mai au 27 juin (Figure 37b). La valeur du $\delta^{15}\text{N}$ est significativement plus faible en 2013 qu'en 2014 ($p < 0,05$) et plus précisément elle diffère de manière significative ($p < 0,05$) entre les mois de juin à septembre des deux années (Tableau 13).

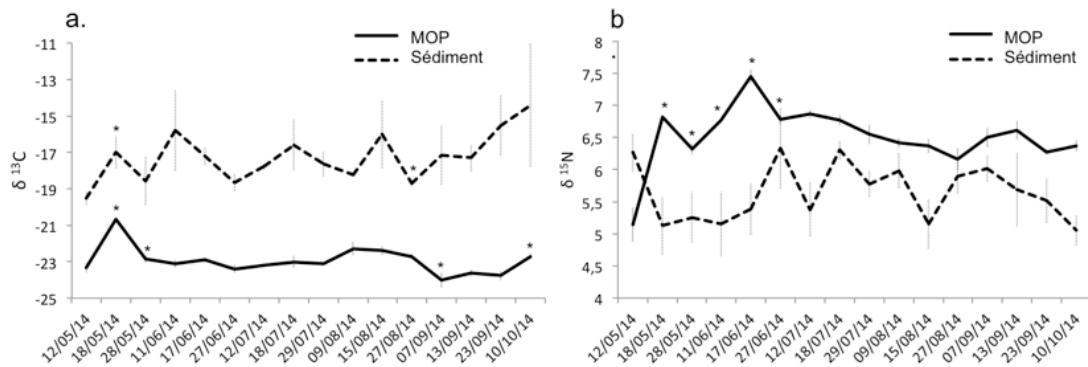


Figure 37 Dynamique de la valeur moyenne (‰ \pm SE) du **a.** $\delta^{13}\text{C}$ et **b.** $\delta^{15}\text{N}$ dans la colonne d'eau (plein) et le sédiment (pointillés) lors du suivi 2014. Les astérisques (*) symbolisent une différence significative avec la date précédente ($p < 0,05$). MOP : Matière organique particulaire

b. Sédiment

La signature isotopique moyenne du carbone est de $-17,3 \pm 1,4\text{‰}$ et comprise entre $-19,5 \pm 0,4\text{‰}$ le 12 mai et $-14,4 \pm 3,4\text{‰}$ le 10 octobre 2014. Une augmentation et une diminution significatives ($p < 0,05$) du $\delta^{13}\text{C}$ sont observées le 18 mai et 27 août 2014, respectivement (Figure 37a). La signature isotopique moyenne de l'azote est de $5,6 \pm 0,4\text{‰}$ et comprise entre $5,1 \pm 0,2\text{‰}$ le 10 octobre et $6,3 \pm 0,6\text{‰}$ le 18 juillet 2014. Aucune différence significative ($p > 0,05$) du $\delta^{15}\text{N}$ n'est observée au cours du suivi 2014 (Figure 37b). Selon le prestataire sollicité pour effectuer les analyses isotopiques, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du sédiment manquent de fiabilité car les quantités de carbone et d'azote des échantillons sont trop faibles pour garantir une précision optimale. Ces éléments peuvent expliquer la forte variabilité des valeurs à chaque date, ne permettant pas de distinguer de réelles différences entre elles.

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ diffèrent significativement entre les milieux pélagique et benthique lors du suivi 2014 ($p < 0,05$).

4. Biomarqueur des picoeucaryotes planctoniques

La dynamique du rapport $16:4\omega_3+18:3\omega_3/\omega_3$ de la MOP et celle de la densité des picoeucaryotes planctoniques sont positivement corrélées lors du suivi de 2014, à hauteur de 25% ($r = 0,499$; $p < 0,05$; Figure 38). Lorsque que les données des deux années sont compilées, cette corrélation est toujours vérifiée, à hauteur de 29% ($\rho = 0,536$; $p < 0,05$).

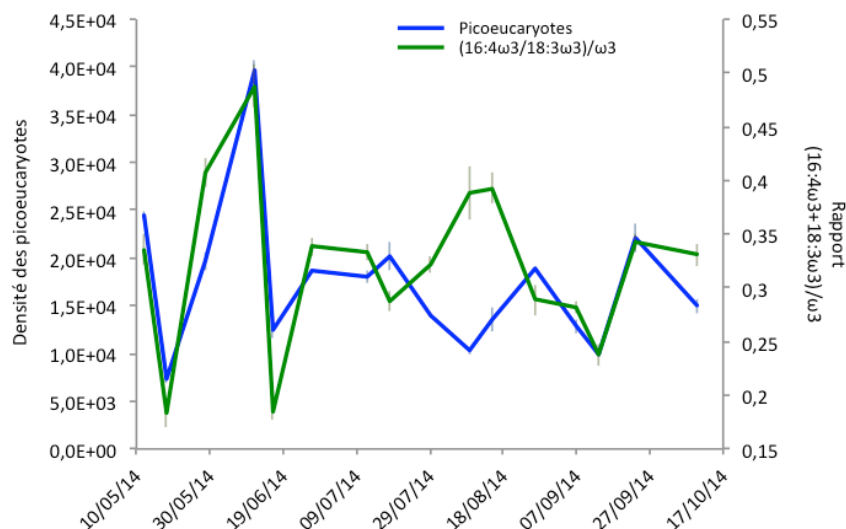


Figure 38 Dynamique de la densité moyenne (cellules l⁻¹ ± SE) de picoeucaryotes (bleu) et du rapport (16:4ω3+18:3ω3)/ω3 (vert) lors du suivi 2014

IV. DISCUSSION (Partie 2)

La sélection d'une gamme de taille inférieure à 20 μm de la MOP permet de suivre précisément à la fois les variations d'abondances des organismes pico- et nanoplanctoniques et celles de la composition en acides gras de l'environnement trophique des recrues de bivalves. Ainsi, le signal obtenu n'est pas marqué par les diatomées qui représentent la composante dominante des classes de taille supérieures à 20 μm (Armbrust, 2009).

1. Dynamique de la MOP en 2014

a. Colonne d'eau

D'un point de vue global, la dynamique du pico- et nanoplancton du printemps à l'automne 2014, obtenue grâce à l'analyse par cytométrie en flux, correspond à un patron classiquement décrit dans la littérature dédiée à cette région (Gailhard et al., 2002 ; Gentilhomme & Lizon, 1998 ; Menet-Nedelec et al., 2013 ; Not et al., 2004). De plus, la fraction picoplanctonique des autotrophes domine largement la fraction nanoplanctonique en terme d'abondance.

Les résultats de cytométrie en flux montrent que des blooms de nano- et picoeucaryotes apparaissent vers le début du mois de juin auxquels se succède une augmentation progressive de la densité des

cyanobactéries. Ce double bloom d'eucaryotes est logiquement accompagné d'un bloom de bactéries suivant la même dynamique jusqu'à la mi-juin. Ces augmentations drastiques de densités de producteurs primaires et para-primaires (bactéries) au printemps sont possibles car les conditions de température et de luminosité favorables autorisent l'utilisation du stock de nutriments emmagasinés lors de la période hivernale (Gentilhomme & Lizon, 1998 ; Menet-Nedelec et al., 2013). En revanche, la densité des bactéries ne suit pas la diminution des eucaryotes mais reste stable jusqu'à la première semaine de juillet, certainement en raison du temps de latence de l'activité de dégradation de la boucle microbienne et l'augmentation progressive de picocyanobactéries qui apportent une quantité progressive de matière organique dégradable à cette même boucle (Buchan et al., 2014). Par la suite, la dynamique, aussi bien des eucaryotes que des cyanobactéries, reste stable jusqu'à une importante diminution de leur densité début août. Cette phase est définie par Gentilhomme & Lizon (1998) comme une période post-bloom caractéristique d'un déficit en nutriments (i.e. nitrate, phosphate et silice ; Menet-Nedelec et al., 2013).

En fin de période estivale, deux blooms de picoeucaryotes, de moindre importance que celui du printemps, apparaissent fin août et fin septembre. Cette dynamique est en tout point semblable à celle décrite par Not et al. (2004) sur les côtes bretonnes de la Manche, mais avec un retard d'environ trois semaines, explicable par les 17 km séparant Chausey de la côte et donc de l'influence des apports de nutriments terrigènes. La dynamique des bactéries planctoniques suit majoritairement les variations des picoeucaryotes cependant elle est modulée par celles des picocyanobactéries. Un bloom picocyanobactéries de grand envergure début à partir de mi-septembre, et les densités ne cesseront de s'accroître jusqu'à la fin du suivi. Ainsi, ces résultats montrent qu'à partir de fin août/début septembre commence le traditionnel bloom automnal, caractérisé par un ou plusieurs pics de moindre importance que les printaniers. Nous observons aussi que la densité d'eucaryotes est covariante avec celle des cyanobactéries mais que les blooms d'eucaryotes précèdent ceux des cyanobactéries, ce qui témoigne de leur demande équivalente en terme de nitrate mais aussi de la compétitivité plus importante des eucaryotes sur les cyanobactéries (Wordent & Not, 2004 ; Wordent & Not, 2008).

Les résultats de la composition en acides gras nous apportent de nouvelles informations complémentaires à ceux de la cytométrie en flux quant à la nature des blooms décrits précédemment et donc sur la disponibilité en ressources trophiques pour les recrues de bivalves. En effet, l'analyse de la dynamique des concentrations des différents marqueurs microalgaux, c'est à dire la somme des PUFA, des EFA, la concentration en 18:4 ω 3 (Prymnesiophytes ; Dalsgaard, 2004), 20:5 ω 3 (diatomées ; Dalsgaard, 2004 ; Graeve et al., 2002) et 22:6 ω 3 (Dinoflagellés ; Dalsgaard et al., 2003; Kelly & Scheibling, 2012), révèle les prémices d'un bloom microalgal à la mi-mai qui se réalise à la fin du mois

de juin. Ainsi, le bloom printanier est caractérisé par deux pics de concentrations en marqueurs microalgaux bornant une période d'augmentation de la densité des picoeucaryotes. L'alternance des pics de concentration ou de densités des différents marqueurs de producteurs primaires reflètent la succession des espèces phytoplanctonique attendue au cours du bloom (Gailhard et al., 2002 ; Guiselin, 2010).

Grâce à l'utilisation des abondances relatives au total des acides gras et des rapports d'acides gras nous pouvons connaître plus précisément la nature de ces blooms et des espèces que s'y succèdent. En effet, la première augmentation de la mi-mai des marqueurs microalgaux lors du bloom printanier est caractérisée par une augmentation de l'abondance relative du marqueur de diatomée (i.e. 20:5 ω 3). La seconde augmentation de la fin juin des marqueurs microalgaux résulte d'une augmentation conjointe des marqueurs de diatomées, prymnesiophytes et dinoflagellés. Entre les deux dates, l'abondance relative de ces marqueurs ainsi que les abondances relatives des PUFA et EFA, chutent significativement et sont compensées par une augmentation de la composition en SFA. Cependant, c'est aussi à cette date que la valeur du marqueur (16:4 ω 3+18:3 ω 3)/ ω 3 atteint son maximum tout comme celle de la densité des picoeucaryotes. Le 16:4 ω 3 et 18:3 ω 3 sont des marqueurs de chlorophytes et prasinophytes, comme *Micromonas pusilla*, organisme picoplanctonique dominant de la Manche (Guiselin, 2010 ; Not et al., 2004). Ainsi, ***le bloom printanier observé à Chausey en 2014 serait composé 1) d'une première efflorescence de diatomées, puis 2) d'une efflorescence de prasinophytes picoplanctoniques tel que M. pusilla, et enfin 3) d'une troisième efflorescence de diatomées, prymnesiophytes et dinoflagellés*** (Figure 39).

Par la suite, la dynamique des marqueurs lipidiques des producteurs primaires suit celle des composantes planctoniques observées par cytométrie en flux, à savoir un plateau puis une chute importante au début du mois d'août, aussi bien en concentration qu'en abondance relative favorisant encore une fois les SFA. Outre le déficit en nutriments limitant les efflorescences microalgales, plusieurs facteurs biotiques sont susceptibles d'affecter la densité des producteurs primaires. La lyse virale et la pression de broutage qu'exerce le zooplancton peuvent expliquer les variations de densité microalgale entre les deux blooms (c.f. Partie 1.6.b). De plus, la dégradation directe des bactéries sur les cellules autotrophes, ou les produits du broutage zooplanctonique et de la lyse virale, simule le fonctionnement de la boucle bactérienne (Buchan et al., 2014). Ceci se traduit par la valeur de densité bactérienne (i.e. concentration et abondance relative SFA, et densité des bactéries HNA) qui reste relativement stable pendant cette période. Ainsi, la décomposition des producteurs primaires profite à la communauté bactérienne qui, par son action de dégradation, produit de nouveaux des SFA dans la colonne d'eau. L'augmentation de la proportion de SFA de la colonne d'eau peut aussi être

influencée par un apport de détritus d'origine terrestre, provenant de la grande île de Chausey dont la fréquentation humaine explose pendant le mois d'août.

Le recyclage de la matière organique réalisé par les bactéries permet la remise en circulation de nutriments qui renforcent le déclenchement du bloom automnal amorcé à la mi-août. L'abondance relative des EFA atteint le même niveau que lors du bloom printanier à partir de la fin du mois d'août et jusqu'à la fin du suivi. De même qu'au printemps, le bloom automnal est composé d'une succession d'efflorescences de différents groupes de microalgues. Au milieu du mois d'août, une augmentation du rapport $(16:4\omega3+18:3\omega3)/\omega3$ suggère que la première espèce à se développer lors du bloom automnal est *M. pusilla*. A la fin du mois d'août, l'augmentation des proportions de 18:4 $\omega3$, 20:5 $\omega3$ et 22:6 $\omega3$ est concomitante à une augmentation de leurs concentrations ainsi que de la densité de picoeucaryotes. A la mi-septembre, une seconde augmentation de la concentration et de l'abondance relative du 18:4 $\omega3$ et 20:5 $\omega3$ et une diminution du rapport DHA/EPA, sont observées, mais elle est cette fois synchrone à une augmentation de densité des nanoeucaryotes. Enfin, au début de l'automne, la densité de picoeucaryotes augmente de nouveau, corrélée à un accroissement des concentration et abondance relative du 22:6 $\omega3$, et du rapport DHA/EPA. En résumé, ***le bloom automnal serait composé 1) d'une première efflorescence picoplanctonique incluant M. pusilla, des diatomées, des coccolithes et dans une moindre mesure des dinoflagellés, puis 2) d'une efflorescence du nanoplancton avec des diatomées et des coccolithes, et enfin 3) d'une troisième efflorescence de dinoflagellés picoplanctoniques*** (Figure 39). La succession des mêmes groupes taxonomique de phytoplancton mais de classe de taille différente peut être expliqué par des déficit et excès successif de certains nutriments. En effet, les grandes cellules ont une capacité d'absorption des nutriments plus importantes que les petites. Ainsi, lors d'une limitation en nutriments, ce sont les petites cellules qui sont favorisées (Karp-Boss et al., 1996 ; Falkowski, 1994).

b. Sédiment

De manière générale, les données qualitatives et quantitatives de la composition en acides gras du sédiment semblent relativement stables au cours du suivi par rapport à celles de la MOP. Cette stabilité est le résultat d'une grande variabilité inter-réplicats qui ne permet pas de mettre en évidence des différences entre deux dates consécutives. Ne pas sélectionner une gamme de taille particulière de la matière organique benthique reflète aussi bien la dynamique du microphytobenthos que la prise en compte de grosses particules organiques telles que des débris macroalgaux. Néanmoins, les compositions relatives des classes d'acides gras sont du même ordre de grandeur que celles mesurées par Perez et al. (2013) en 2011, dans l'archipel de Chausey, sur 3 sites du même

habitat que celui de notre étude, suggérant ainsi une pérennité dans la composition du sédiment en acides gras au cours des années.

Deux épisodes de développement d'algues benthiques sont observables au cours du suivi 2014. Ces efflorescences ne se traduisent pas par une modification de l'abondance relative des marqueurs de producteurs primaires, mais par des augmentations de la concentration de ces derniers. En effet, les concentrations des différentes composantes de la chaîne de désaturation des acides gras, des SFA aux PUFA, sont maximales à la mi-juillet et à la fin du mois d'août. Le premier bloom se traduit notamment par une augmentation significative du 18:4 ω 3, et dans une moindre mesure du 20:5 ω 3 et 22:6 ω 3. Le second bloom benthique est caractérisé par une augmentation significative des concentrations de ces trois acides gras, qui sont des marqueurs de micro- et macroalgues brunes et vertes au sens large. ***Ainsi, nous suggérons que les deux blooms apparaissant mi-juillet et fin août résultent principalement d'efflorescences microalgales de prymnesiophytes, diatomées et dinoflagellés*** (Figure 39 ; Jesus et al., 2009), mais que nos résultats révèlent aussi la présence de débris macroalgaux.

Les biofilms microphytobenthiques sont composés de multiples espèces d'eucaryotes et de procaryotes, formant des assemblages mixtes largement dominés par les diatomées et dont les compositions d'euglènes, cyanobactéries, bactéries hétérotrophes et champignons varient en fonctions de facteurs physico-chimiques (Billerbeck et al., 2006 ; Jesus et al., 2009 ; Méléder et al., 2007 ; Paterson & Hagerthey, 2001). Deux facteurs principaux sont responsables de la formation d'un assemblage particulier de microphytobenthos : la nature du sédiment et l'hydrodynamisme (Jesus et al., 2009 ; Paterson & Hagerthey, 2001). Les estrans de l'archipel de Chausey, dominés par l'habitat des sédiments grossiers, sont soumis à un régime mégatidal caractérisé par de fortes contraintes hydrodynamiques et dont les assemblages microphytobenthiques sont dominés par des diatomées nanobenthique et épipsammique (= cellules fixées sur les grains de sable ; Méléder et al., 2007 ; Paterson & Hagerthey, 2001). A l'inverse, les biofilms des habitats de sédiments fins et cohésifs sont caractérisés par des espèces épipéliques (Paterson & Hagerthey, 2001), capables d'effectuer des migrations verticales dans le substrat (Guarini et al., 2000). Il semblerait logique de penser que dans un environnement à faible hydrodynamisme, dont l'environnement sédimentaire est dominé par de fines particules, autorisant le développement de biofilms filamenteux et de cellules épipéliques, la production nette autotrophique est plus importante que dans un environnement à fortes contraintes hydrosédimentaires caractérisé par des particules sédimentaires de plus grande taille. Cependant, Billerbeck et al., (2006) montrent que la production nette autotrophique est de 4 à 11 fois supérieure dans les sédiments sableux par rapport à ceux plus fins voire vaseux en raison d'une meilleure disponibilité de la lumière et des nutriments à travers les espaces interstitiels que permet la grande taille des grains. Toutefois, la pression de broutage exercée par les copépodes harpacticoïdes (De

Troch et al., 2006) dans les sédiments grossiers et les gastéropodes des vasières (i.e. *Peringia ulvae* ; Orvain et al., 2006), est un facteur de modulation de la biomasse microphytobenthique (Blanchard et al., 2006), ce qui a pour effet de diminuer la cohésion entre les particules sédimentaires et donc d'augmenter les phénomènes d'érosion (Orvain et al., 2014).

Ainsi, dans notre étude, le microphytobenthos semble être une ressource trophique non-négligeable en terme de qualité et de quantité pour les organismes colonisant ces sables grossiers et potentiellement pour les recrues de bivalves.

Les dynamiques de la ressource trophique de la colonne d'eau et du sédiment, que nous avons décrits qualitativement et quantitativement, ne sont pas indépendantes l'une de l'autre. Ces deux composantes de la ressource trophique font partie d'un environnement trophique unique, continuellement modulé sous l'effet du couplage pélagobenthique. Ce couplage concerne l'ensemble des diverses voies d'échanges par lesquelles ces deux compartiments sont connectés (Malone et al., 1999). Il existe deux mécanismes importants caractérisant le couplage pélagobenthique. Le premier se réfère aux flux descendants de la matière organique particulaire, qui est produite dans la colonne d'eau puis transmise, par sédimentation, aux organismes benthiques hétérotrophes qui la consomment/dégrade (Malone et al., 1999). Le second mécanisme correspond aux flux ascendants tel que la remise en suspension des microalgues et la reminéralisation de la MOP par les organismes benthiques qui permet un apport d'éléments nutritifs favorables à la production primaire pélagique (Lucas et al., 2001 ; Malone et al., 1999). La connectivité entre les compartiments pélagique et benthique a donc des conséquences importantes sur le cycle de la matière et de l'énergie, les interactions proie-prédateur et sur la structure des réseaux trophiques (Dunton et al., 2005 ; Grebmeier et al., 1991 ; Larocque et al., 1996 ; Lucas et al., 2001 ; Piepenburg, 2005 ; Renaud et al., 2007 ; Ubertini et al., 2012). Une part de la production primaire de chaque compartiment est susceptible d'influencer l'autre puisque des échanges constants d'organismes autotrophes s'effectuent entre la colonne d'eau et le sédiment, *via* les mécanismes de sédimentation et de remise en suspension (Larocque et al., 1996 ; Lucas et al., 2001 ; Ubertini et al., 2012). Ainsi, les augmentations des concentrations en PUFA, EPA, 18:4 ω 3, 20:5 ω 3 et 22:6 ω 3 observées dans un compartiment ne sont pas uniquement le résultat de la production autotrophique de ce même compartiment (Budge & Parrish, 1998). Il en est de même lorsque l'on s'intéresse aux bactéries. En effet, nous ne pouvons pas affirmer que l'augmentation des concentrations en bactéries dans un compartiment soit uniquement due à la seule augmentation de la matière organique à décomposer dans ce même compartiment (Budge & Parrish, 1998).

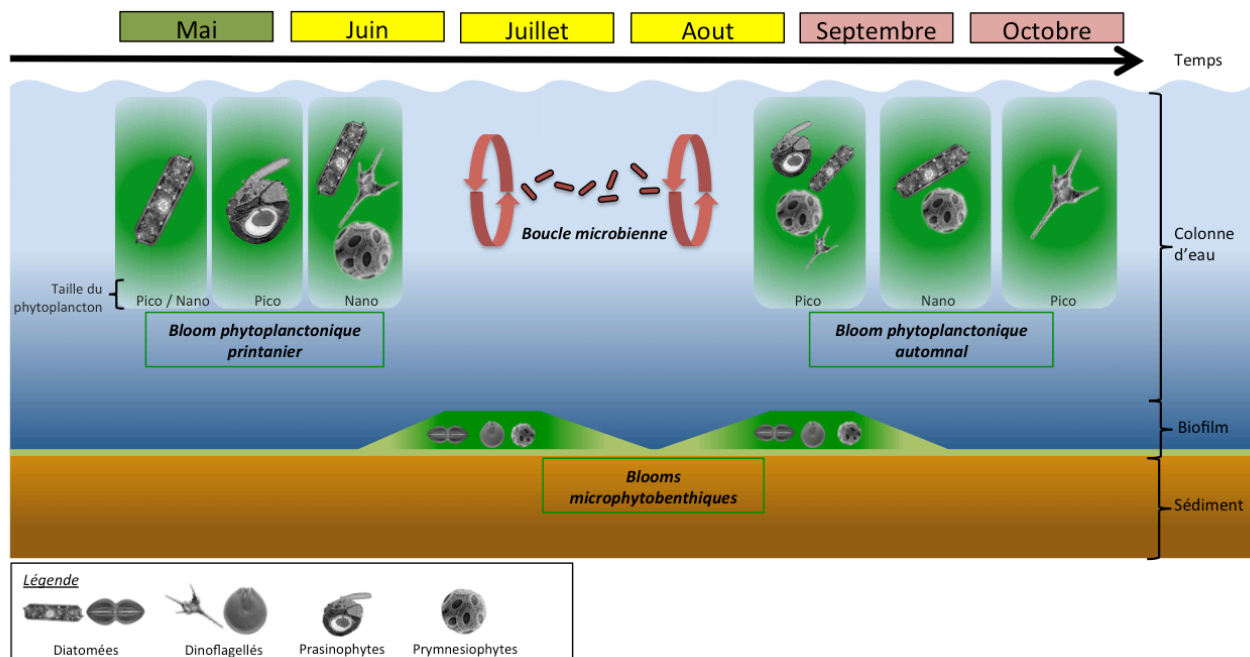


Figure 39 Schéma récapitulatif de la dynamique des efflorescences microalgales planctoniques (entre 0,7 et 20 μm) et benthiques, et des bactéries hétérotrophes de mai à octobre 2014 à Chausey

2. Dynamique interannuelle de la ressource trophique pélagique

La variabilité interannuelle des abondances des cellules planctoniques dont la taille est inférieure à 20 μm concerne principalement les organismes autotrophes nanoplanctoniques (eucaryotes et cyanobactéries) et les bactéries (HNA et LNA) avec des valeurs toujours supérieures en 2014. La disponibilité en nutriments est certainement une des causes principales des différences interannuelles des densités du nanoplancton autotrophe. En effet, la capacité d'absorption des nutriments étant corrélée positivement à la taille des cellules, si la disponibilité en nutriments est faible en 2013 alors moins de cellules nanoplanctoniques pourront se développer (Karp-Boss et al., 1996 ; Falkowski 2007). Néanmoins, il ne faut pas négliger les rôles potentiels d'autres sources de contrôle agissant conjointement au déficit de nutriments, notamment la lyse virale (Gobler et al., 1997) et le broutage du microzooplancton ($< 200 \mu\text{m}$) sur le phytoplancton : ce microzooplancton peut consommer jusqu'à 24% des producteurs primaires et 52% de la production primaire par jour dans les écosystèmes côtiers tempérés (Landry & Hassett, 1982).

La quantité totale d'acides gras ainsi que l'ensemble des valeurs des variables lipidiques étaient doublée en 2014. Cette différence marquée n'est pas aussi claire quand on se penche sur les abondances relatives des acides gras puisque les quantités de BFA, EFA et 22:6 ω 3 sont stables d'une

année à l'autre. Cependant, nous pouvons affirmer que pour les consommateurs primaires, la ressource trophique pélagique de 2014 était non seulement plus abondante mais aussi de meilleure qualité car les proportions des biomarqueurs de producteurs primaires et des PUFA étaient supérieures dans la colonne d'eau.

La comparaison interannuelle des valeurs de ces variables à l'échelle mensuelle révèle deux périodes remarquables en juillet et en septembre : la majorité des valeurs des variables associées à la ressource trophique pélagique diffèrent pour ces dates entre 2013 et 2014. Ces différences quasiment généralisées de densités des organismes et de composition de la MOP au cours de ces deux mois suggèrent l'influence de facteurs abiotiques, tel que les conditions climatiques (e.g. irradiance, température, pluviométrie) agissant à une plus grande échelle que celle de l'archipel de Chausey.

La dynamique des ratio isotopiques du ^{15}N et ^{13}C sont relativement semblables au cours des deux suivis. L'augmentation du ratio isotopique du $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP jusqu'à mi-juillet puis son plateau en automne peuvent être expliqués par le changement de source d'azote. En effet, l'incorporation des nitrates se réalise sur des sources pauvres en ^{15}N lors des blooms printaniers puis, une fois en carence, sur des sources issues de l'ammonium, riches en ^{15}N (Michener & Kaufman, 2007 ; Wainright & Fry, 1994 ; Vizzini & Mazzola, 2003). Le bloom printanier est détectable lors des deux suivis *via* l'augmentation du $\delta^{13}\text{C}$, symbolisant l'enrichissement du phytoplancton en ^{13}C (Goering et al., 1990). Dans une moindre mesure, un léger enrichissement du $\delta^{13}\text{C}$ pourrait coïncider avec les premiers pics de densité des picoeucaryotes d'août 2014. L'appauvrissement significatif du $\delta^{13}\text{C}$ en septembre 2014 peut être lié à la présence de débris macroalgues dans la MOP < 20 μm puisque les macroalgues ont une signature en ^{13}C plus appauvrie que la MOP seule (Golléty et al., 2010).

3. Nouveau biomarqueur du picoplancton eucaryote

Malgré les différences flagrantes, en termes de composition en acides gras et de densité des d'organismes composant la MOP entre les deux années de suivi, ***le ratio $(16:4 \omega 3 + 18:3 \omega 3) / \omega 3$ de la MOP < 20 μm est à chaque fois positivement corrélé avec la densité de picoeucaryotes de la colonne d'eau. Fort de ces résultats nous proposons l'utilisation de ce ratio comme biomarqueur des picoeucaryotes planctoniques dans les milieux côtiers tempérés.***

V. CONCLUSION du chapitre

L'environnement trophique des recrues de bivalves a été étudié en 2013 et 2014 au cours de deux saisons de reproduction, d'avril à octobre, *via* l'utilisation de méthode d'analyses complémentaires de cytométrie en flux, de la composition en acides gras et des signatures des isotopes naturels du carbone et de l'azote. La dynamique de la production primaire pélagique de l'archipel de Chausey témoigne du schéma classique décrit dans les milieux côtiers tempérés, avec un bloom printanier puis automnal, tous deux composés d'une succession d'espèces et séparés par une période de recyclage de la matière organique. Ce schéma est moins flagrant en 2013 et, d'un point de vue global, la ressource trophique pélagique lors du suivi de 2014 est plus abondante et de meilleure qualité pour les recrues de bivalves. La gamme de taille utilisée pour la MOP nous permet ***la mise en évidence de dynamiques propres du pico- et nanoplancton en utilisant des méthodes d'analyses plus précises que la simple mesure de chlorophylle et en s'affranchissant de l'emprise des microalgues dominantes comme les diatomées.*** Cependant, lors des deux suivis, l'influence des macroalgues dans les deux composantes est fortement suspectée mais n'a pas pu être prouvée. En 2014, le suivi de la ressource trophique benthique révèle que cette composante de l'environnement trophique des recrues de bivalves est une source potentielle non-négligeable d'alimentation du fait qu'elle soit d'aussi bonne qualité que la MOP. Afin de caractériser plus finement les causes et les acteurs de la dynamique de l'environnement trophique, il serait intéressant de mettre en place un suivi de la dynamique des éléments nutritifs et de réaliser des analyses génétiques pour une détermination précise des espèces en question (Johnson & Martiny, 2015).

Enfin, un nouveau biomarqueur du picoplancton eucaryotes est proposé dans cette étude. ***Le ratio $(16:4 \omega 3 + 18:3 \omega 3) / \omega 3$ est significativement corrélé aux picoeucaryotes, communauté largement dominée par la microalgue *M. pusilla* en Manche.*** Il serait nécessaire de le tester dans d'autres milieux tempérés d'une part, puis à travers des écosystèmes contrastés (e.g. polaire, tropical) pour savoir si il caractérise les pics des communautés picoeucaryotiques au sens large, ou bien uniquement des espèces dominantes de la Manche.

CHAPITRE 4

Contrôle trophique du recrutement des bivalves en milieu naturel

I. INTRODUCTION

Le succès ou l'échec du recrutement des bivalves sont sous le contrôle de multiples facteurs abiotiques et biotiques qui agissent à différentes échelles spatio-temporelles. L'étude du déterminisme du recrutement est un vrai défi (Lindsay, 2012) en raison des nombreuses interactions entre ces facteurs (e.g. la température influence à la fois la physiologie des géniteurs et la dynamique de la ressource trophique) et des échelles d'intégrations qui leur sont associées. Ainsi, le recrutement intègre des processus qui interviennent à la fois dans les compartiments pélagique et benthique, sur une période de quelques heures (e.g. développement larvaire, prédation) à plusieurs mois (e.g. maturation des géniteurs, dispersion larvaire planctonique), et qui impliquent des échelles spatiales contrastées, de la dizaine de centimètres (e.g. fixation grégaire, choix du substrat) à l'échelle de la dizaine voire centaine de km (e.g. dispersion du nuage larvaire ; Lagadeuc, 1992 ; Levin, 2006 ; Pilditch et al., 2015 ; Pineda et al., 2007). Après la fécondation, les larves traversent différents stades de développement (i.e. D-véligrè, umbo-véligrè) pour atteindre le stade pédivéligrè (présence d'un pied fonctionnel et d'un œil), pendant lequel la larve a la capacité de se fixer sur le sédiment pour entamer sa métamorphose, on dit alors qu'elle est « compétente ». Les larves ont la capacité de retarder leur métamorphose jusqu'à trouver un environnement approprié. Lorsque leurs réserves énergétiques atteignent le minimum nécessaire pour la métamorphose, les larves désespérées (« desperate larva hypothesis ») perdent leur sélectivité de substrat, ce qui peut entraîner une fixation sur un substrat moins adapté (Toonen & Pawlik, 1994). Cependant, une fois métamorphosées, les post-larves ont la capacité d'aller prospecter de nouveau milieu plus favorable, grâce à des mécanismes de migration secondaire comme la dérive bysso-pélagique (Hunt & Scheibling, 1997 ; Olivier & Retière, 1998 ; Pechenik, 1999 ; Pineda et al., 2009).

Parmi l'ensemble des mécanismes impliqués dans la dynamique des populations des organismes hétérotrophes, la quantité et la qualité de la ressource trophique disponible joue un rôle crucial tout au long du cycle de vie des invertébrés marins benthiques, particulièrement pour les organismes à phase larvaire planctotrophe (Olson & Olson, 1989). La majorité des bivalves possèdent deux modes d'alimentations principaux. Ils sont suspensivores, grâce à la capacité de filtration provenant de leurs siphons et branchies, et dépositivores, grâce à leur pied permettant de capter la matière organique des biofilms (e.g. diatomées, bactéries), on parle alors de « pedal-feeding » (Reid et al., 1992 ; Hakenkamp & Palmer, 1999). D'après Reid et al. (1992) ce mode d'alimentation est une fonction primitive des bivalves car il est présent chez l'ensemble des juvéniles. Cependant, chez les jeunes stades de bivalves, ce mode d'alimentation semble complémentaire à la filtration des particules planctoniques, car il ne garantit qu'une partie de l'acquisition suffisante de ressource nutritive permettant d'assurer les demandes énergétiques importantes liées à ces écophases (Gatenby et al., 1997 ; Ó Foighil et al.,

1990 ; Veniot et al., 2003). Ainsi, la dynamique de ressource trophique pélagique et benthique est un synchronisateur essentiel au cours des phases de gamétogénèse des adultes, de la vie larvaire et post-larvaire (Bai et al., 2015), pendant lesquelles des carences nutritives peuvent infliger des effets variés sur les écophases qui suivent (effets latents) et *in fine* influencer le succès de recrutement (Pechenik et al., 1996a ; Pechenik et al., 1996b).

Les lipides, et plus particulièrement les acides gras (AG), sont des éléments essentiels pour le bon fonctionnement physiologique des organismes. Ce sont les constituants principaux des membranes cellulaires ainsi que des réserves énergétiques (Dalsgaard et al., 2003 ; Lee & Patton, 1989 ; Sargent et al., 1993 ; Sargent & Whittle, 1981). Les cellules des animaux marins sont capables de synthétiser des acides gras saturés (SFA) et monoinsaturés (MUFA), mais leur capacité de synthèse d'acides gras polyinsaturés (PUFA) est restreinte. L'acquisition de PUFA est donc principalement exogène et passe par l'alimentation. Les rôles structurels et métaboliques de certains PUFA permettent d'assurer une croissance optimale et les demandes énergétiques liées aux mécanismes de fixation et de métamorphose des larves de bivalves, c'est pourquoi ils sont qualifiés d'acides gras essentiels (EFA ; Pernet et Tremblay, 2004 ; Soudant et al., 1996 ; Soudant et al., 1998).

Au cours des deux dernières décennies, les recherches menées sur le rôle des conditions biotiques (notamment de la ressource trophique) dans la fixation des larves de bivalves se sont principalement axées sur l'interface eau-substrat, i.e. la couche limite benthique. Parmi les nombreux facteurs influençant le comportement larvaire de sélection de son habitat, les signaux chimiques présents dans ou émis par le biofilm sédimentaire et/ou la présence de conspécifiques, stimulent la fixation primaire ainsi que l'établissement à long terme des recrues (Hadfield & Paul, 2001 ; Hadfield, 2011). Cependant, bien que la littérature regorge de travaux sur les effets des caractéristiques biotiques du substrat sur le recrutement des bivalves, ceux relatifs au rôle de la qualité trophique pélagique sur la fixation larvaire sont rares. L'influence des caractéristiques de la colonne d'eau sur le recrutement a en effet uniquement été étudiée en intégrant les facteurs physiques, principalement des conditions hydrodynamiques qui régissent la dispersion larvaire à large échelle d'espace (voir Levin, 2006) et la capacité des stades péri-métamorphiques à se fixer et se sédentariser sur le substrat. Dans le golfe normand-breton, les habitats benthiques de sédiments grossiers sont dominés en biomasse par les bivalves filtreurs (Trigui, 2009). La croissance, reproduction et survie des bivalves sont sous le contrôle des sources d'alimentation associées aux composantes pélagique (plancton) et benthique (microphytobenthos), dont leur contribution relative varie en fonction des espèces qui les consomment (Riera et al., 1999). Nous proposons dans ce contexte de tester l'hypothèse que la qualité et la quantité de la ressource trophique pélagique conditionne la fixation primaire des bivalves. Récemment, Toupont et al. (2012a) ont montré en milieu naturel que, d'une part, pendant les années

caractérisées par une ressource trophique pélagique plus riche en PUFA, et particulièrement en EFA, le recrutement est plus intense en fin de période de reproduction. D'autre part, ces auteurs ont émis l'hypothèse d'un déclencheur trophique de fixation des recrues de bivalves, le TST (« Trophic Settlement Trigger »).

L'hypothèse du TST suggère trois points majeurs :

- 1) une bonne/mauvaise fixation larvaire est reliée au synchronisme/désynchronisme entre la présence de la proie (microalgues) et celle du prédateur (larve planctotrophe) en accord avec la théorie du Match/Mismatch de Cushing (1990) ;
- 2) les pics d'abondance des picoeucaryotes planctoniques induisent la fixation primaire des bivalves ;
- 3) il existe un lien trophique entre le déclencheur trophique pélagique et la larve ou post-larve de bivalve.

Cette hypothèse du TST a été toutefois émise à partir de résultats acquis dans un écosystème lagunaire sub-arctique très particulier dont le réseau trophique est basé sur des organismes hétérotrophes, ponctué de rares blooms d'autotrophes pendant la saison estivale et dont les assemblages de bivalves étaient très oligospécifiques, largement dominés par la moule *Mytilus edulis*. Par la suite, ces mêmes auteurs montrent que la fixation larvaire de la moule est stimulée par certaines caractéristiques du biofilm de surface, particulièrement celles associées à un biofilm âgé. Lors de conditions de bloom picoeucaryotique planctonique, la stimulation de la fixation sur les biofilms âgés disparaît sous l'effet prépondérant du signal de fixation de la composante pélagique (Toupoint et al., 2012b). Cependant, au regard de ces travaux réalisés dans des conditions environnementales particulières, nous pouvons nous demander dans quelles mesures les composantes pélagique et benthique des signaux de déclenchement de la fixation larvaire interviennent dans un milieu tempéré avec des conditions de productivité primaire importante.

Dans ce contexte, l'objectif de ce chapitre est de tester l'hypothèse du TST en conditions mégatidales au sein d'un système côtier tempéré dont l'environnement trophique pélagique peut être considéré comme eutrophe. Pour ce faire, nous analysons le(s) lien(s) potentiel(s) entre la dynamique du recrutement des bivalves sauvages et leur environnement trophique à la fois benthique et pélagique, intégrant les variations de la qualité et de la quantité de ces ressources pélagique et benthique. Deux hypothèses sont ainsi testées : i) à l'échelle intra-saisonnière, l'apparition de blooms picoeucaryotiques sont des déclencheurs de la fixation primaire des bivalves, ii) à l'échelle inter-saisonnière, une ressource trophique pélagique plus riche en acides gras polyinsaturés (PUFA), et particulièrement en acides gras essentiels (EFA) soutient un recrutement plus intense et plus diversifié.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Sites d'étude et stratégie d'échantillonnage

Du printemps à l'automne 2013 et 2014 (Tableau 14), deux suivis à haute fréquence de la méiofaune temporaire sont réalisés sur le domaine intertidal de l'habitat des sables grossiers à *Glycymeris glycymeris* (Godet, 2008 ; peuplement « *Coarse sands and gravels from coastal circumlittoral with Mediomastus fragilis, Lumbrineris spp. and Veneridae bivalves* » selon la classification A5.142 EUNIS 2008). Cet habitat benthique est le plus représenté en Manche (Larsonneur et al. 1982) et se distribue sur près d'un quart des fonds meubles intertidaux de l'archipel de Chausey (350 ha ; Godet, 2008 ; Figure 40a).

Tableau 14 Récapitulatif de la stratégie d'échantillonnage adoptée lors des suivis 2013 et 2014. Chaque mois est composé de quatre périodes. Les dates d'échantillonnage prévues sont en noires et les dates où les échantillons sont traités sont grises. AG = Analyse de la composition en acides gras ; CMF = Analyse par cytométrie en flux

		Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre
2013	Échantillonnage							
	Benthos Post-larves							
	Ressource trophique (AG)							
	Pélagos Ressource trophique (CMF)							
	Échantillonnage							
2014	Benthos Post-larves							
	Ressource trophique (AG)							
	Larves							
	Pélagos Ressource trophique (AG)							
	Ressource trophique (CMF)							

Nous avons conduit le premier suivi d'échantillonnage du 27 avril au 19 septembre 2013, à une fréquence bimensuelle d'avril à mai, puis hebdomadaire de juin à septembre qui correspond à la période attendue du recrutement dans les zones côtières tempérées. En l'absence de données préliminaires sur la dynamique et l'intensité du recrutement naturel des bivalves de Chausey, 3 sites répartis du centre au sud-ouest de l'archipel sont choisis (Figure 40b). Le site du « Gros Menard » est à l'extrémité sud-ouest de la zone intertidale de l'archipel, le site du « Sound » se situe dans une réserve où toute pratique de pêche à pied est proscrite et le site du « Lézard » est au centre de l'archipel à proximité de zones d'activités conchyliques (mytiliculture sur bouchots et ostréiculture sur table). Sur chaque site, nous avons défini une zone d'échantillonnage de 3 x 4 m. Le second suivi s'est déroulé du 01 mai au 15 octobre 2014, à une fréquence hebdomadaire de mai à septembre, puis bimensuelle de septembre à octobre. Au regard des résultats obtenus la première année et sur des critères d'accessibilité aux sites de prélèvements, nous avons focalisé notre effort d'échantillonnage sur le site

du Sound. Nommées A, B et C, 3 zones d'échantillonnage de 3 x 4 m sont choisies (Figure 40c). Les pas d'échantillonnage sont adaptés en cours de suivi en fonction des horaires de marées, de la côte bathymétrique des stations d'études (minimum de 2,75 m au-dessus du zéro hydrographique) et de l'amplitude de la marée (coefficients ≥ 70).

Les échantillons de la colonne d'eau sont prélevés à heure fixe, $1h57 \pm 11$ min (moy \pm SE) après la basse mer, sur 4 points localisés à proximité des zones d'échantillonnages benthiques (Figure 40bc).

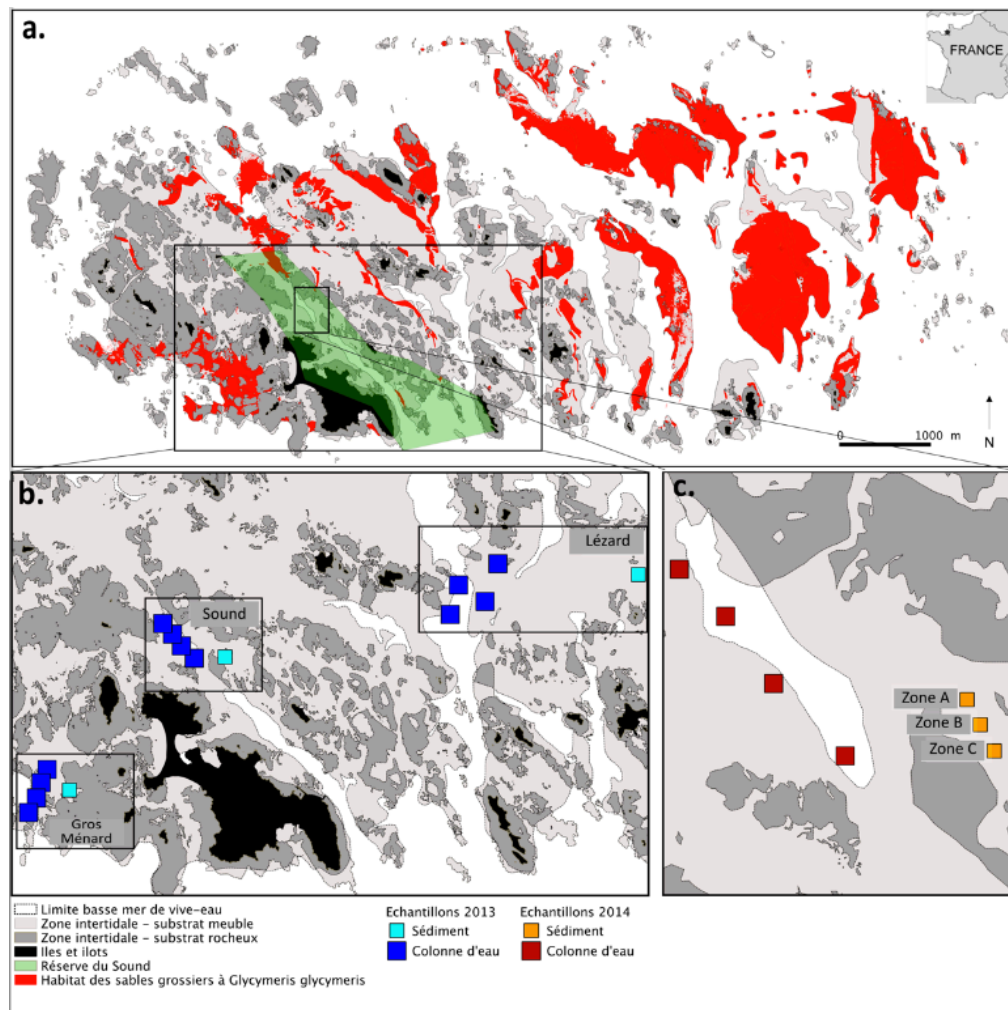


Figure 40 a. Localisation de l'habitat des sédiments grossiers à *Glycymeris glycymeris* (rouge) de l'archipel des îles Chausey, b. Localisation des sites d'échantillonnages du suivi de l'année 2013, c. Localisation des zones d'échantillonnages du suivi de l'année 2014. Adapté de Godet (2008)

2. Mesure des paramètres environnementaux

La température du sédiment de surface (T_{sed} , °C, 2 cm sous la surface du sédiment) est enregistrée au cours des deux suivis et sur chacun des sites à un intervalle d'une heure entre deux

mesures. La température de l'eau de surface (T_{surf} , °C, 20 cm sous la surface de l'eau) est mesurée lors des prélèvements des 4 réplicats d'eau de mer utilisés pour la caractérisation de la ressource trophique pélagique. Ces deux mesures sont enregistrées à l'aide de sondes manuelles HOBO® Pro v2 (Onset Corp., Bourne, MA, USA). Une sonde multiparamétrique YSI-6920 V2 (YSI Incorp., Yellow Springs, OH, USA), positionnée à 10 cm au-dessus du fond, enregistre les données de température de l'eau proche du fond (T_{fond} , °C), salinité (Sal, PSU), turbidité (Turb, NTU), concentration en chlorophylle (Chl, $\mu\text{g l}^{-1}$) et hauteur d'eau (H, m), à un intervalle de 5 minutes, au cours du suivi 2014 (à l'exclusion de la période du 1 au 8 août pour cause de maintenance). La concentration de matière en suspension dans la colonne d'eau (MES, mg l^{-1}), comprise entre 0,7 et 20 μm , est mesurée tel que décrite dans le chapitre 3.

3. Echantillonnage des larves et post-larves de bivalves

a. Larves pélagiques

Afin de suivre finement la dynamique du couplage entre les larves de la colonne d'eau et les recrues sur le sédiment, le prélèvement de larves pélagiques est réalisé lors de 18 dates pendant le suivi de l'année 2014. A chaque date, 4 traits de filet à plancton ($\varnothing = 25$ cm, vide de maille carrée de 63 μm) sont réalisés du fond jusqu'à la surface, ce qui correspond à un volume d'eau filtrée moyen de 923 ± 80 L. L'épaisseur de la colonne d'eau lors de ces échantillonnages est en moyenne de $4,3 \pm 0,34$ m. Il faut donc réaliser une moyenne de 4,5 traits de filet à plancton par réplicat pour échantillonner environ 1000 L d'eau de mer. Les échantillons sont concentrés dans des flacons de 28 ml, puis conservés frais durant une nuit ou fixés dans une solution de formaldéhyde 4% tamponné au tétraborate de sodium avant leur analyse. Nous avons trié sous loupe binoculaire des sous-échantillons de 0,5 à 1 ml pour récolter les stades larvaires et déterminer le stade de développement, i.e. stades D-, umbo- et pédivéligère.

b. Post-larves benthiques

Afin de suivre la dynamique du recrutement benthique, nous avons prélevé des carottes sédimentaires au cours des deux suivis pour estimer l'abondance et la diversité des méiobenthos dans une gamme de taille allant de 200 à 1000 μm . Sur chacune des zones d'échantillonnages, la récolte de 8 carottes de $1/450$ m² ($\varnothing = 6$ cm, H = 1 cm) est effectuée lors de 16 et 11 dates respectivement en 2013 et 2014. Les échantillons non-traités le jour même sont fixés dans une

solution de formaldéhyde à 4% tamponné au tétraborate de sodium. Afin que l'effort d'échantillonnage soit représentatif de la distribution naturelle des recrues de bivalves et d'éviter une grande proportion d'abondance nulle compliquant les analyses de données, les résultats obtenus des 8 carottes, de chaque zone, sont regroupés pour ne former qu'un réplicat représentant 1/50 m². De ce fait, pour chaque date d'échantillonnage, 3 réplicats sont obtenus, chacun obtenu sur une zone de prélèvement.

Au laboratoire, les échantillons contenant les recrues méiofauniques sont tamisés sur des tamis de 200 et 1000 µm de vide de maille carrée puis rincés à l'eau douce avant de leur appliquer un traitement d'élutriation, selon une méthode modifiée de Burgess (2001). Cette technique permet de séparer les organismes de la méiofaune des éléments minéraux sur la base d'un tri selon un gradient de densité grâce à une solution colloïdale de silice (1,31 g ml⁻¹), le Ludox™ HS40. Le sédiment tamisé est transféré dans un flacon à fond plat de 175 ml, rempli avec 150 ml de Ludox™ HS40, en veillant à laisser un espace de 2 cm entre la surface et la bouchon. L'échantillon est ensuite homogénéisé 30 s à la vitesse maximale pour mettre l'ensemble des particules en suspension puis pendant 5 min à vitesse restreinte, afin d'obtenir la formation de couches de sédimentation telles que décrit par Burgess (2001). Le surnageant est immédiatement récupéré sur un tamis de 200 µm et rincé à l'eau douce. La méthode initiale a une efficacité d'extraction des bivalves de 95,9 ± 3,45% (Burgess, 2001). L'efficacité de la méthode d'élutriation modifiée pour cette étude est évaluée en comparant le nombre de recrues présentes dans le surnageant et celles restantes dans le culot du flacon homogénéisé. A partir de 9 échantillons, provenant de 4 dates d'échantillonnages du suivi de 2013, l'efficacité d'extraction des bivalves est estimée à 90,2 ± 1,41%. Initialement développée pour extraire la méiofaune d'une taille supérieure à 63 µm contenue dans de petits volumes de sédiments (carotte de 1,9 cm Ø et 2 cm de hauteur), cette méthode d'élutriation s'est révélée très adaptée au traitement des échantillons de cette étude

Le refus de tamis issu de l'élutriation du sédiment est trié sous loupe binoculaire et chaque post-larve de bivalve, dont le taux de remplissage est supérieur à 50% (organes visibles ou non), est identifiée au niveau taxonomique le plus bas possible (Annexe 12). L'identification de ces recrues est basée sur des critères classiques de morphologie des valves et des caractéristiques de la charnière (Annexe 12). Nous n'avons pas pris en compte les critères associés aux organes (e.g. siphons, pied, muscle adducteur) dans l'identification des recrues, la plupart n'étant pas discernables de la masse viscérale par transparence. Les outils d'identification utilisés sont ceux classiquement employés pour la macrofaune (e.g. Hayward & Ryland, 1995, Tebble, 1976), ainsi que les rares clés d'identification sur les recrues de bivalves (Aucoin et al., 2004, Brink 2001, Le Pennec, 1978, Rees, 1950). Les individus triés sont fixés au formaldéhyde 4% tamponné au tétraborate de sodium puis conservés dans l'éthanol 75%.

4. Analyse des données

La densité (ind m⁻²) totale des recrues de bivalves et de chacun des taxa dominants (densité \geq 5% de la densité totale) ainsi que la densité (ind m⁻³) totale des larves dans la colonne d'eau et de chacun des stades de développement sont calculées. Le taux de fixation (ind m⁻² j⁻¹) est estimé pour l'ensemble des recrues de la famille la plus représentées en terme de densité, i.e. la famille des *Mytilidae* (somme des recrues de *Mytilus edulis* et *Mytilidae* sp1).

Les différences totales de densité moyennes des recrues et des taxa dominants, des stades de larves pélagiques et des différents paramètres environnementaux sont testées entre deux dates consécutives au cours d'une même année et entre les deux années (quand les données étaient disponibles) en utilisant des ANOVA à un facteur suivis de tests post-hoc de Tukey HSD. Si nécessaire, des transformations (log+1) ou racine carré sont appliquées pour respecter les conditions de normalité et d'homoscédasticité des données. Les conditions d'application sont testées respectivement avec un test de Shapiro-Wilk sur les résidus de l'ANOVA à un facteur et un test de Bartlett sur les données brutes. En cas de non-normalité ou d'hétéroscédasticité, des tests non-paramétriques de Kruskal-Wallis sont effectués. Le seuil de significativité utilisé pour les tests de normalité, d'homoscédasticité et de comparaisons de moyennes est $\alpha < 0,05$.

Plusieurs tests de corrélations sont réalisés, en prenant en compte les deux années de suivi, entre la somme des recrues totales sur chaque site en fonction de la concentration moyenne de chaque classe d'acides gras, i.e. SFA, BFA, MUFA, PUFA, EPA, $\omega 3$ et $\omega 6$ et l'abondance moyenne des différents groupes composant la communauté planctonique, i.e. les fractions pico- et nano des eucaryotes et cyanobactéries, bactéries HNA et LNA. Quand la distribution conjointe des variables est bi-normale, nous avons utilisé des tests de significativité du coefficient de corrélation r de Pearson. Lorsque les distributions ne sont pas normales, des tests non-paramétriques du coefficient de corrélation des rangs ρ de Spearman sont effectués.

Les effets des variations de la qualité de la ressource trophique sur la dynamique du recrutement naturel des bivalves sont étudiés sur les données de l'année 2014 car les composantes pélagique et benthique de la ressource trophique sont échantillonnées et deux augmentations nettes du taux de fixation des *Mytilidae* sont observées, permettant l'obtention de résultats clairs. Nous avons utilisé des modèles de régressions linéaires multiples entre la dynamique du taux de fixation des *Mytilidae* (variables expliquées) et 4 classes de variables trophiques (variables explicatives) : 1) les proportions relatives (%) d'acides gras seuls, 2) les proportions relatives (%) de classes d'acides gras, 3)

des ratios d'acides gras de la matière organique particulaire (MOP) et du sédiment, et 4) les concentrations d'organismes planctoniques (cellules ml^{-1}) estimées par les analyses de cytométrie en flux. Les variables explicatives sont choisies en fonction de leur importance écologique car elles représentent des biomarqueurs ou « proxy » de ressource trophique potentielle pour les recrues de bivalves. Dans un premier temps, les variables relatives à la cytométrie en flux, aux acides gras de la MOP et du sédiment sont testées séparément (i.e. modèles individuels) afin de ne sélectionner qu'une partie des variables explicatives dans le modèle complet et d'éviter la pondération de variables d'une classe par rapport aux autres liée à la variété des unités étudiées. Dans un second temps, les variables significatives relatives aux acides gras de chaque modèle individuel sont utilisées dans un modèle complet. Les modèles présentés dans les résultats proviennent de la modélisation du taux de fixation des *Mytilidae* en fonction, d'une part, des variables de cytométrie en flux (Tableau 15a) et, d'autre part, des acides gras retenus dans le modèle complet (Tableau 15b).

Les conditions de normalité et d'homoscédasticité sont testées telles que ci-avant pour l'ensemble des variables (transformées ou non). Afin d'éviter les erreurs d'interprétations liées à la multicolinéarité entre les variables explicatives, certaines n'ont pas été utilisées lorsqu'elles présentaient de fortes corrélations ($R^2 \geq 0,8$). Les modèles sont construits suivant une méthode « stepwise » avec une sélection « forward » et « backward » des variables explicatives. Le choix des meilleurs modèles est déterminé selon le critère d'information d'Akaike (AIC), le modèle candidat avec le plus faible AIC étant retenu. Etant donné la grande variabilité des résultats obtenus lors des études de processus écologiques *in situ*, le seuil de significativité du risque α utilisé pour la prise en compte des variables explicatives est inférieur à 0,1.

Afin d'estimer le poids de la variation des différentes variables trophiques retenues dans les deux modèles, une analyse de redondance (ARD) est réalisée en contraignant ces dernières aux données environnementales acquises au long du suivi de l'année 2014. La significativité statistique de la relation entre les variables trophiques et les variables environnementales est alors évaluée en utilisant un test de permutation (9999 permutations) et un seuil $\alpha < 0,05$.

Toutes les analyses sont réalisées à l'aide du logiciel R version 2.14.0 sous l'interface RStudio version 0.98.501.

III. RÉSULTATS

1. Conditions environnementales

Au cours du suivi 2013, la **température** moyenne **de l'eau de surface** était de $17,08 \pm 0,51^{\circ}\text{C}$ avec des valeurs minimale et maximale de respectivement $9,68$ (24 avril) à $21,07^{\circ}\text{C}$ (04 septembre). Après une augmentation progressive jusqu'au 25 juillet, la température de l'eau de surface atteint un plateau $18,99 \pm 0,14^{\circ}\text{C}$. Deux augmentations significatives ($p < 0,05$) de cette température sont observées le 22 juin ($+2,63^{\circ}\text{C}$ en 30 jours) et le 07 juillet ($+2,29^{\circ}\text{C}$ en 9 jours) (Figure 41a). La **température** moyenne **du sédiment de surface** est de $15,98 \pm 0,44^{\circ}\text{C}$ et varie de $10,02^{\circ}\text{C}$ (01 mai) à $20,27^{\circ}\text{C}$ (22 août). Cette température augmente progressivement pour atteindre une valeur de $18,89 \pm 0,21^{\circ}\text{C}$ du 21 juillet au 07 septembre avant de diminuer graduellement jusqu'à la fin du suivi. Aucune différence significative ($p > 0,05$) n'est observée entre deux jours consécutifs (Figure 41b). La **concentration en MES** varie entre $1,13 \text{ mg l}^{-1}$ (07 juillet) et $10,64 \text{ mg l}^{-1}$ (23 mai) mais reste stable ($p < 0,05$) à une valeur moyenne de $3,32 \pm 0,45 \text{ mg l}^{-1}$ au cours du suivi (Figure 41c).

En 2014, la **température** moyenne **de l'eau de surface** est de $18,13 \pm 0,08^{\circ}\text{C}$ et fluctue entre $13,65^{\circ}\text{C}$ (04 mai) et $21,42^{\circ}\text{C}$ (24 juillet). Une augmentation progressive de la température est observée jusqu'au 18 juillet puis se stabilise à $19,47 \pm 0,08^{\circ}\text{C}$. Aucune différence significative ($p > 0,05$) de la température de l'eau de surface n'est observable, ni entre deux dates consécutives du suivi 2014, ni entre les deux années (Figure 41a). La **température** moyenne **du sédiment de surface**, comprise entre $13,95^{\circ}\text{C}$ (23 mai) et $20,52^{\circ}\text{C}$ (09 août), est de $17,91 \pm 0,18^{\circ}\text{C}$. Le 09 mai, le sédiment de surface atteint une température moyenne de $17,43 \pm 0,20^{\circ}\text{C}$, équivalente à celle enregistrée le 23 juin, avant de diminuer à $13,95 \pm 0,02^{\circ}\text{C}$ le 22 mai. Par la suite, cette température augmente progressivement jusqu'à $19,29 \pm 0,16^{\circ}\text{C}$ avant de se stabiliser du 21 juillet jusqu'à la fin du suivi. Aucune différence significative ($p > 0,05$) de la température moyenne du sédiment de surface n'est observée entre les deux années de suivi, ni entre deux jours consécutifs du second suivi (Figure 41b). La **concentration en MES** varie entre $1,40 \text{ mg l}^{-1}$ (26 juin) et $10,48 \text{ mg l}^{-1}$ (16 juin), pour une moyenne de $3,74 \pm 0,74 \text{ mg l}^{-1}$, similaire à celle de 2013 ($p > 0,05$). Malgré de brusques augmentations et diminution d'un facteur x8, du 30 mai au 26 juin, aucune différence significative n'est observée entre deux dates consécutives du suivi 2014 (Figure 41c).

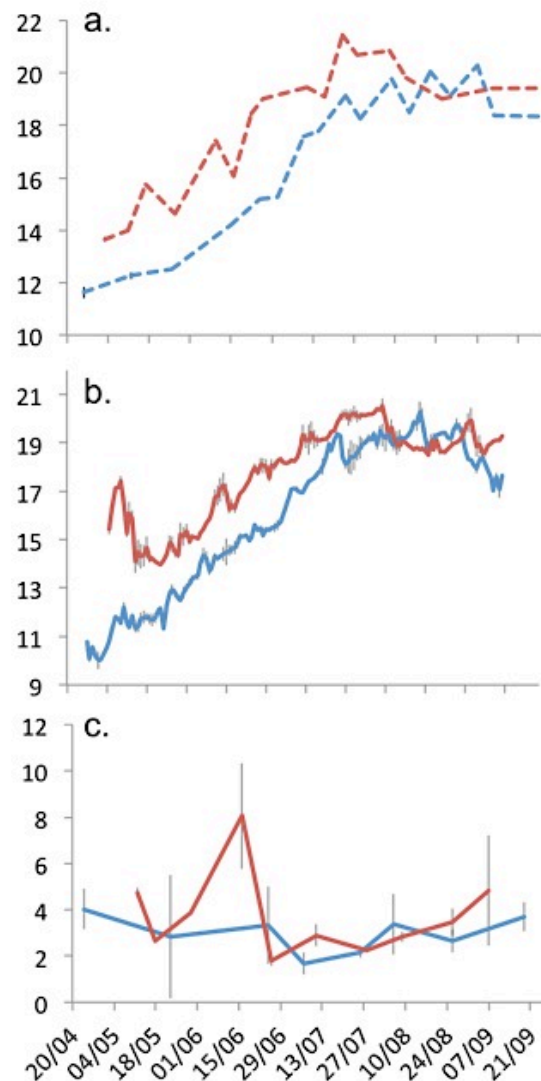


Figure 41 Evolution de **a.** la température moyenne (\pm SE) de l'eau de surface (°C), **b.** la température moyenne journalière (\pm SE) du sédiment de surface (°C), **c.** la concentration moyenne (\pm SE) de la matière organique particulaire (mg.l⁻¹), au cours des suivis des années 2013 (bleu) et 2014 (rouge)

La **température** moyenne journalière **de l'eau de fond** est de $17,27 \pm 0,02^{\circ}\text{C}$ avec des valeurs extrêmes de $12,42^{\circ}\text{C}$ (02 mai) et $20,32^{\circ}\text{C}$ (09 aout). A l'exception de la période du 01 au 22 mai, la dynamique de cette température est similaire à celle du sédiment de surface, de ce fait aucune différence significative ($p > 0,05$) n'est observée entre deux jours consécutifs au cours du second suivi (Figure 42a). La **salinité** journalière varie entre 35,62 PSU (02 mai) et 36,38 PSU (27 septembre), pour une valeur moyenne très stable de $36,12 \pm 0,004$ PSU. Sa dynamique globale montre une augmentation constante au cours du suivi, hormis deux diminutions non-significatives ($p > 0,05$), les 05 juillet et 14 aout à hauteur de 35,82 PSU et 35,95 PSU (Figure 42b). La **turbidité** moyenne

journalière est de $1,27 \pm 0,09$ NTU et fluctue entre des valeurs de 0,40 NTU (26 juillet) et 3,62 NTU (01 mai). Les 01, 11 et 24 mai, 06 juillet, 13 et 18 août et 14 septembre des pics de turbidité non-significatifs ($p > 0,05$) supérieurs à 2,5 NTU sont observés (Figure 42c). La **concentration** moyenne journalière de la **chlorophylle** est de $3,31 \pm 0,1 \mu\text{g l}^{-1}$, comprise entre $1,81 \mu\text{g l}^{-1}$ (26 juillet) et $6,61 \mu\text{g l}^{-1}$ (17 juin), et ne varie pas significativement ($p > 0,05$) entre deux jours consécutifs. Cependant, la période correspondant au maximum de concentration est associée à un doublement brusque en l'espace de 9 jours (Figure 42d). Enfin, les résultats de la **hauteur d'eau** traduisent un régime de marée de type semi-diurne avec des cycles de mortes- et vives-eaux de 14 jours. La hauteur d'eau moyenne journalière au niveau des zones d'échantillonnages est de $4,75 \pm 0,19$ m et varie entre 3,92 m (26 juin) et 6,48 m (12 août), sans différer significativement entre deux dates consécutives ($p > 0,05$) (Figure 42e).

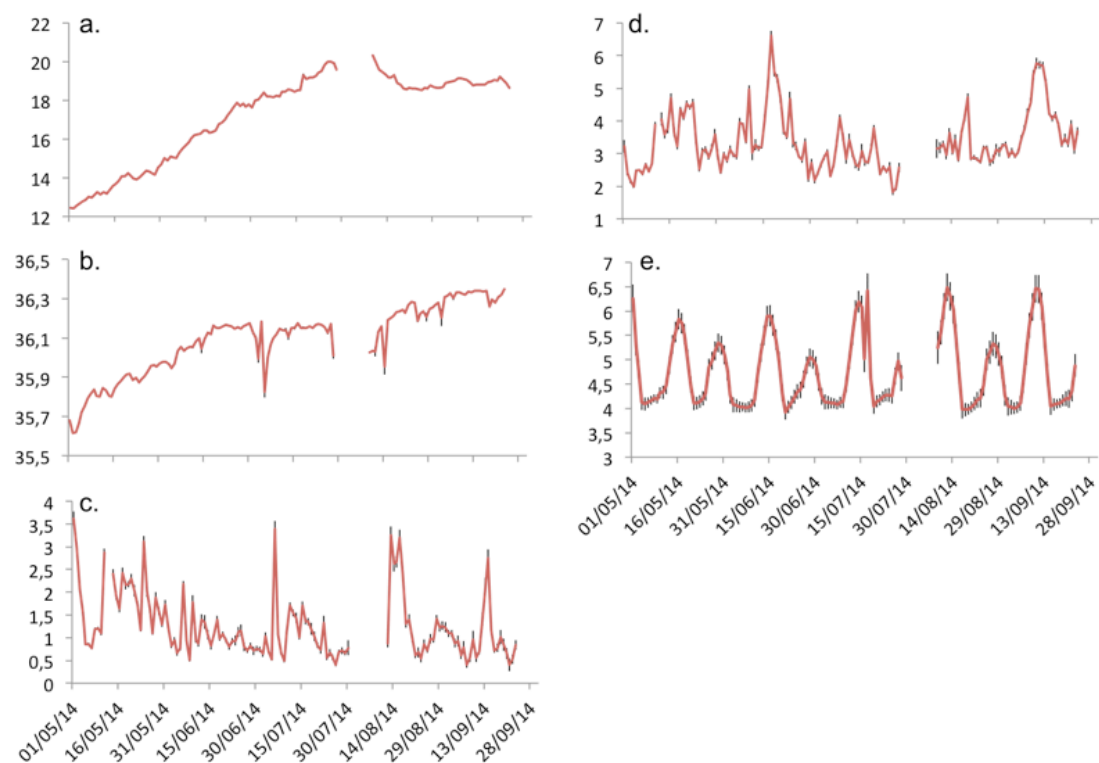


Figure 42 Evolution de la moyenne journalière (\pm SE) de **a.** la température de l'eau proche du fond ($^{\circ}\text{C}$), **b.** la salinité (PSU), **c.** la turbidité (NTU), **d.** la concentration en chlorophylle ($\mu\text{g l}^{-1}$) et **e.** la hauteur d'eau (m), sur le site d'étude de l'année 2014

2. Dynamique du recrutement naturel des bivalves de l'habitat des sables grossiers à *Glycymeris glycymeris*

a. Larves pélagiques

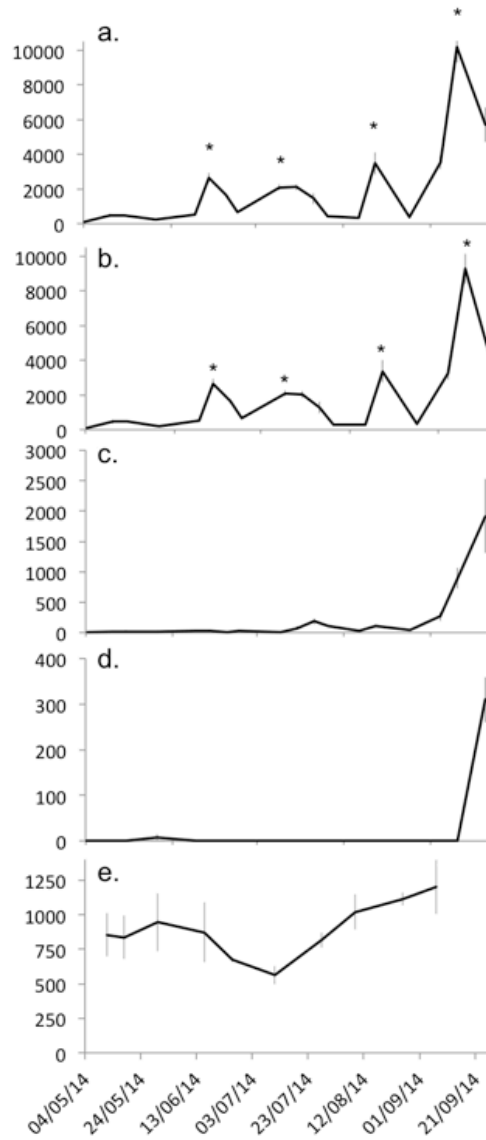


Figure 43 Densité (ind m⁻³; moyenne \pm SE) des larves **a.** Véligères totales, **b.** D-véligères, **c.** Umbo-véligères, **d.** Pédi-véligères dans la colonne d'eau et **e.** Densité (ind m⁻²; moyenne \pm SE) des recrues totales de bivalves sur le sédiment, de mai à septembre 2014. Les * symbolisent une différence significative avec la date précédente ($p < 0,05$)

Entre le 04 mai et le 23 septembre 2014, les densités moyennes des larves véligères totales, D-véligères, umbo-véligères et pédivéligères étaient, respectivement, de $2046,82 \pm 312,59$ ind m⁻³,

1816,91 \pm 269,23 ind m⁻³, 212,06 \pm 63,64 ind m⁻³ et 17,86 \pm 8,88 ind m⁻³ (Figure 43). Les densités des larves véligères totales et D-véligères ont variées significativement au cours du suivi ($p < 0,05$), sous la forme de 4 pics de densité le 17 juin, 12 juillet, 15 août et 13 septembre 2014, se traduisant par des augmentations d'un facteur x5, x5, x10 et x30, respectivement (Figure 43). La densité des larves umbo- et pédi-véligères augmente drastiquement à partir du mois de septembre, pour atteindre des pics de densité respectivement de 1918,12 \pm 606,16 ind m⁻³ et 309,88 \pm 49,59 ind m⁻³. A cause d'une grande quantité d'observations nulles de ces deux stades sur le début du suivi et de variances très différentes entre deux dates consécutives ($p < 0,001$, test de Shapiro), ces pics de densité ne sont pas significatifs mais rendent compte d'un événement réel.

b. Post-larves benthiques

Au cours des deux années de suivi, 920 recrues de bivalves ont été récoltées, représentant 33 taxa (Annexe 13), dont 9 ont été identifiés à l'espèce (e.g. *Mytilus edulis*), 9 autres à la famille (e.g. *Cardiidae* sp1) et 15 distinguées mais non-identifiées (e.g. Unknown sp1). A la fin de chaque suivi, 27 taxa sont identifiés, dont 21 sont communs aux deux années et 6 exclusifs à l'une des deux. En 2013, 5 taxa ont dominés l'assemblage de recrues de bivalves (par abondance décroissante) : *Mytilidae* sp1, Unknown sp1, *Nucula* sp1, *Abra tenuis*, *Mytilus edulis*, et 6 taxa dominaient en 2014 (par abondance décroissante) : *Mytilidae* sp1, *Mactridae* sp1, *Nucula* sp1, *Loripes lucinalis*, *Abra tenuis* et *Mytilus edulis*.

Les densités moyennes totales des recrues de bivalves sont de 556,50 \pm 49,79 ind m⁻² en 2013 et significativement supérieures en 2014 ($p < 0,05$) à 890,02 \pm 49,77 ind m⁻² (Figure 44 ; Annexe 14). Ces densités varient de 145,55 \pm 48,13 ind m⁻² à 946,05 \pm 184,64 ind m⁻² et de 563,99 \pm 65,60 à 1200,76 \pm 196,79 ind m⁻², respectivement en 2013 et 2014. Les dynamiques de recrutement dans la première partie des suivis, de début mai jusqu'au premier tiers du mois de juillet, sont similaires entre les deux années ($p > 0,05$), avec un recrutement total moyen de 789,31 \pm 58,85 ind m⁻². Sur la seconde partie des suivis, de mi-juillet jusqu'au mois de septembre, la densité des recrues benthiques en 2013 est significativement inférieure à 2014 ($p < 0,05$), avec 394,80 \pm 41,16 ind m⁻² et 1037,93 \pm 42,01 ind m⁻², respectivement (Figure 44). Bien que cette différence interannuelle soit observée, aucune variation significative ($p > 0,05$) n'a pu être mise en évidence entre deux dates consécutives à l'échelle d'une même année, ne permettant pas de détecter des pics de recrutement.



Figure 44 Densité des recrues totales de bivalves (ind m⁻² ; moyenne ± SE) sur l'habitat des sables grossiers à *Glycymeris glycymeris* de mai à septembre 2013 (bleu) et 2014 (rouge)

La densité des recrues de la famille des *Mytilidae*, ainsi que leur taux de fixation, ne varient pas significativement entre les deux années, ni entre deux dates consécutives au cours d'une même année ($p > 0,05$; Figure 45ab). La densité moyenne de recrues de *Mytilidae* était de $215,47 \pm 25,40$ ind m⁻² en 2013 et de $277,17 \pm 28,20$ ind m⁻² en 2014. Le taux de fixation moyen des *Mytilidae* était de $24,97 \pm 3,03$ ind.m⁻².j⁻¹ en 2013 et de $23,35 \pm 2,93$ ind.m⁻².j⁻¹ en 2014. La seconde année, la densité des recrues de *Mytilidae* augmente de manière nette le 16 juin, jusqu'à $437,00 \pm 109,30$ ind.m⁻², suivi par une augmentation du taux de fixation à $25,71 \pm 6,40$ ind m⁻².j⁻¹ (Figure 45b). Le 09 aout, une seconde augmentation nette et synchrone de ces deux variables est détectée, jusqu'à $400,58 \pm 65,7$ ind m⁻² et $33,38 \pm 35$ ind m⁻².j⁻¹ (Figure 45b).

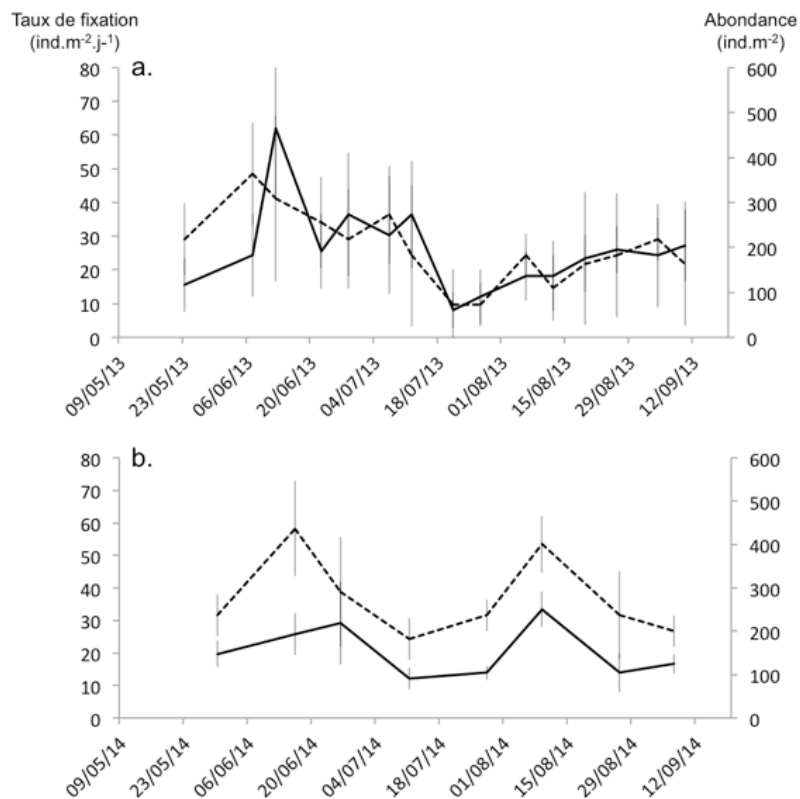


Figure 45 Densité (ind m^{-2}) moyenne (\pm SE ; pointillés) et taux de fixation ($\text{ind.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$) moyen (\pm SE ; plein) des recrues de la famille des *Mytilidae* sur l'habitat des sables grossiers à *Glycymeris glycymeris* de mai à septembre **a.** 2013 et **b.** 2014

Les densités des recrues des taxa dominants communs aux deux années ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$) entre 2013 et 2014. De même, les densités des recrues des taxa dominants ne varient pas significativement au cours de l'année 2013 ($p > 0,05$; Figure 46). En 2014, seul les densités des recrues de l'espèce *Mactridae* sp1 augmentent significativement entre le 09 et le 26 aout 2014 ($p < 0,05$; Figure 47).

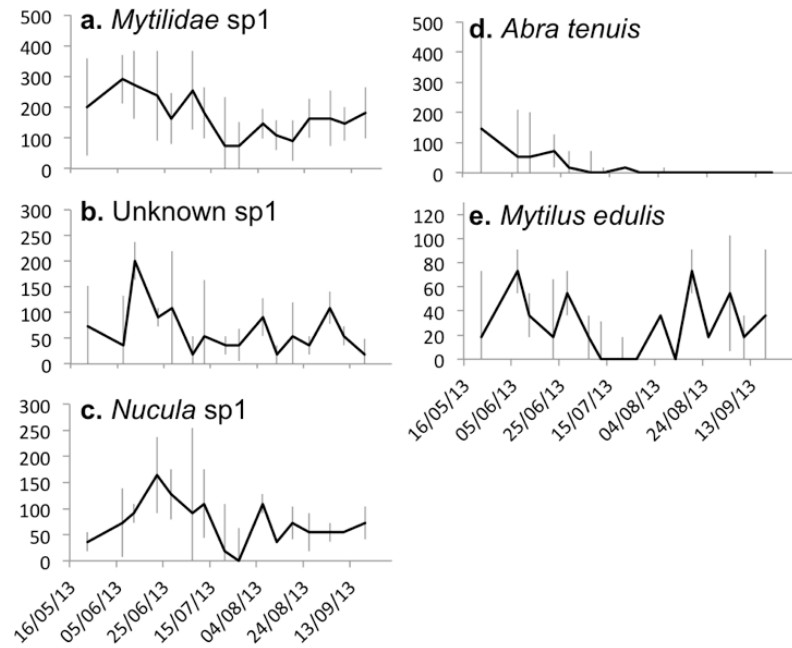


Figure 46 Densité (ind m⁻²) moyenne (\pm SE) des recrues des taxa dominants de bivalves sur l'habitat des sables grossiers à *Glycymeris glycymeris* de mai à septembre 2013 **a.** *Mytilidae* sp01, **b.** Unknown sp01, **c.** *Nucula* sp01, **d.** *Abra tenuis*, **e.** *Mytilus edulis*

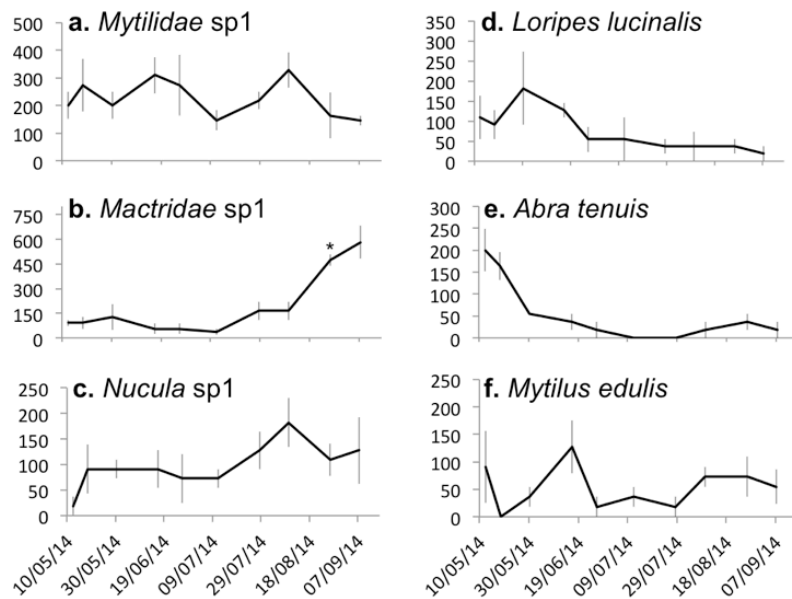


Figure 47 Densité (ind m⁻²) moyenne (\pm SE) des recrues des taxa dominants de bivalves sur l'habitat des sables grossiers à *Glycymeris glycymeris* de mai à septembre 2014 **a.** *Mytilidae* sp1, **b.** *Mactridae* sp1, **c.** *Nucula* sp1, **d.** *Loripes lucinalis*, **e.** *Abra tenuis*, **f.** *Mytilus edulis*

3. Relation entre la ressource trophique et le succès du recrutement naturel des bivalves de l'habitat des sables grossiers à *Glycymeris glycymeris*

a. Qualité de la ressource trophique et fixation des *Mytilidae*

La composition de la communauté planctonique de la MOP explique 28,1% de la variance du taux de fixation des *Mytilidae* ($p < 0,05$; Tableau 15a). Cette part de variance est principalement expliquée par deux variables, toutes deux positivement corrélées au taux de fixation des *Mytilidae*, l'abondance de picoeucaryotes ($p < 0,1$) et de bactéries LNA ($p < 0,1$; cellules ml^{-1} ; Tableau 15a). La composition relative et les ratios d'acides gras de la MOP et du sédiment expliquent 60,3% de la variance du taux de fixation des *Mytilidae* ($p < 0,05$; Tableau 15b). Sur les 12 variables utilisées dans le modèle complet, uniquement 6 participent significativement ($p < 0,1$) à la part de variance expliquée. Les variables positivement corrélées au taux de fixation des *Mytilidae* sont le pourcentage du 20:5 ω 3 de la MOP et celui du 22:6 ω 3 associé au sédiment par rapport aux acides gras totaux et le ratio (16:4 ω 3+18:3 ω 3)/ ω 3 de la MOP. Les variables négativement corrélées sont le pourcentage du 18:4 ω 3 par rapport aux acides gras totaux de la MOP et du sédiment ainsi que les pourcentages cumulés des MUFA par rapport à ces mêmes acides gras totaux dans le sédiment (Tableau 15b).

Tableau 15 Résumé des modèles de régressions linéaires multiples expliquant la variation du taux de fixation des *Mytilidae* de l'année 2014 en fonction **a.** des abondances planctoniques obtenus par cytométrie en flux et **b.** de la qualité de la ressource trophique pélagique et benthique obtenus par l'analyse des compositions relatives en acides gras. Les variables présentées composent les modèles retenus par le critère d'information d'Akaike, celles en gras sont en dessous du seuil de significativité ($p < 0,10$)

a.

	Variables*	Estimate	p-value variable	R ² ajusté	p-value modèle
<i>MOP</i>	<i>Picocyanobactéries</i>	-0,175	0,208	0,281	0,035
	<i>Picoeucaryotes</i>	1,41E-04	0,083		
	<i>LNA</i>	6,80E-06	0,017		
	<i>Intercept</i>	5,402	2,76E-04		

* 6 variables ont été utilisés dans ce modèle : les abondances de picoeucaryotes, picocyanobactéries, nanoeucaryotes, nanocyanobactéries, bactéries HNA et LNA.

b.

	Type de variable	Variables**	Estimate	p-value variable	R ² ajusté	p-value modèle
<i>MOP</i>	AG seul	20:5ω3	1,243	0,076	0,603	0,019
		18:4ω3	-1,223	0,02		
	Ratio AG	(16:4ω3+18:3ω3)/ω3	14,561	0,086		
<i>Sédiment</i>	AG seul	16:4 ω 3	-5,047	0,298		
		18:1 ω 9	1,124	0,1834		
		18:4ω3	-9,277	0,06		
		22:6ω3	13,976	0,065		
	Classes AG	Somme MUFA	-0,13	0,097		
		Somme EFA	-0,4	0,316		
	Ratio AG	DHA/EPA	-61,342	0,185		
	<i>Intercept</i>	10,059	8,286			

** 12 variables ont été utilisées dans ce modèle : les proportions relatives des EFA et du 18:4 ω 3 de la MOP et du sédiment, du 16:1 ω 7 et 20:5 ω 3 de la MOP, du 16:4 ω 3, 18:1 ω 9, 22:6 ω 3 et des MUFA du sédiment et les rapports du (16:4 ω 3 + 18:3 ω 3) / ω 3 de la MOP et du DHA/EPA du sédiment.

Du point de vue des concentrations de ces acides gras, aucune variation significative n'est observée ($p > 0,05$; Figure 48) entre deux dates consécutives. La première augmentation du taux de fixation des *Mytilidae* coïncide avec une augmentation non-significative de la concentration en 18:4 ω 3, 20:5 ω 3 et du rapport (16:4 ω 3+18:3 ω 3)/ ω 3 dans la MOP alors que la seconde correspond à une diminution non-significative des concentrations de 18:4 ω 3 et 20:5 ω 3 et une augmentation du rapport (16:4 ω 3+18:3 ω 3)/ ω 3 (Figure 48a). Pour les variables sédimentaires, la première augmentation du taux de fixation coïncide avec une diminution non-significative des concentrations en MUFA et 18:4 ω 3 alors que la seconde est liée à une augmentation non-significative de ces deux variables ainsi que de la concentration en 22:6 ω 3 (Figure 48b). Le rapport DHA/EPA du sédiment, calculé en divisant la concentration en 22:6 ω 3 par celle du 20:5 ω 3, augmente non-significativement lors du second pic de fixation des *Mytilidae*, malgré l'augmentation non-significative de la concentration en EPA, qui reste inférieure à celle de la concentration en DHA (Figure 48c).

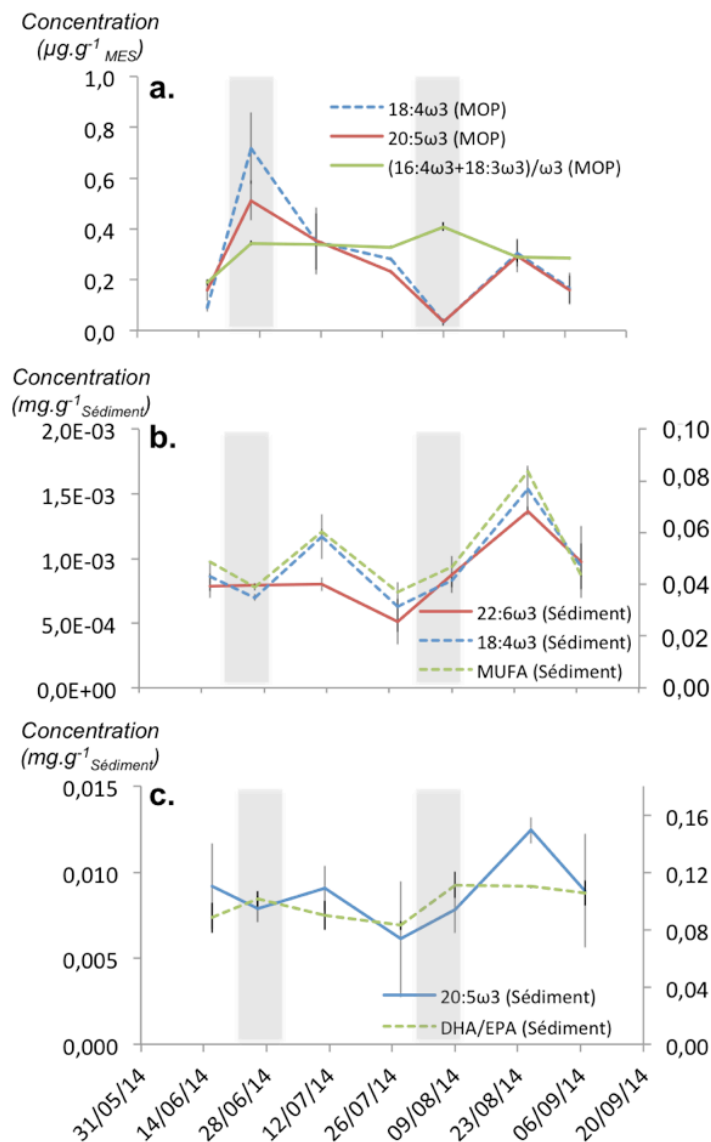


Figure 48 Evolution des rapports et concentrations d'acides gras, retenus dans le modèle complet, **a.** de la MOP, **b.** du sédiment et **c.** de deux variables non retenus dans le modèle complet. Les lignes pleines et pointillées représentent, respectivement, les variables corrélées positivement et négativement au taux de fixation des *Mytilidae*. Les bandes grises représentent les deux périodes d'augmentation du taux de corrélation des *Mytilidae*.

Les résultats de l'ARD montrent que les deux premiers axes expliquent 70% de la variance des variables contraintes. L'axe 1 est représenté par la température de toute la colonne d'eau car il est principalement corrélé aux températures de l'eau proche du fond, du sédiment de surface et de l'eau de surface, à 21,3%, 21,0% et 19,6%, respectivement. L'axe 2 est majoritairement représenté par la concentration en MES (19,7%), la hauteur d'eau (19,5%) et la concentration en chlorophylle (19,4%)

(Figure 49). Seules les températures du sédiment et de l'eau de surface, ainsi que la salinité, expliquent significativement 37,2% de la variance totale des variables trophiques ($p < 0,05$).

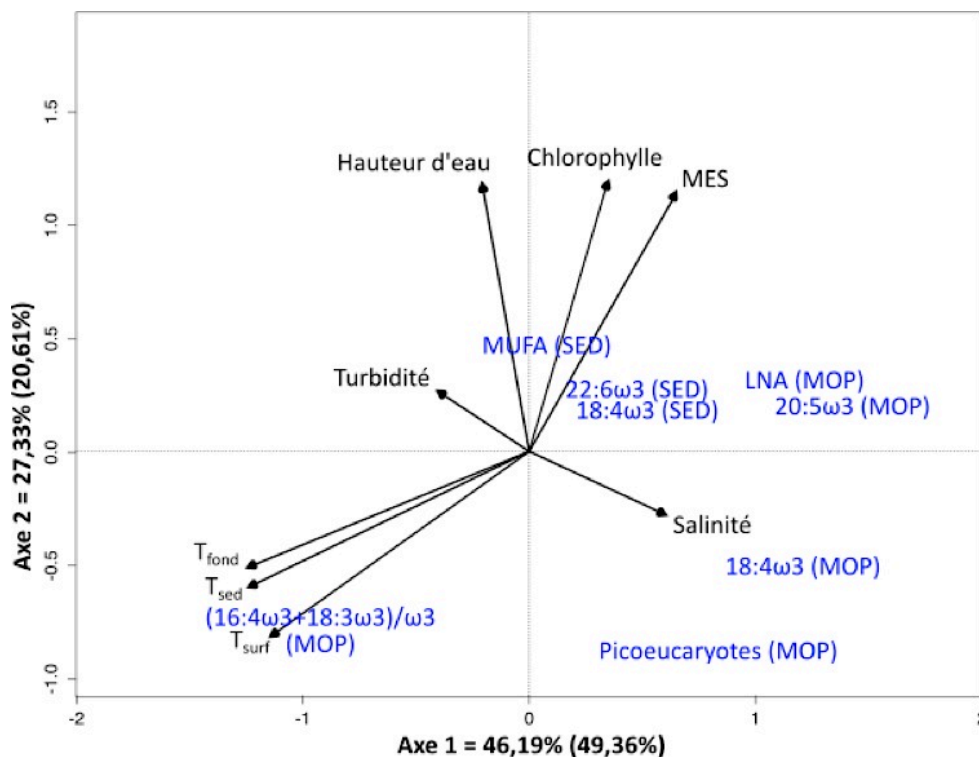


Figure 49 Biplot de l'analyse de redondance (ARD) effectué sur les variables trophiques issues des modèles de régressions linéaires multiples (noir), contraintes par les variables environnementales (bleu) acquises lors du suivi de l'année 2014. Pourcentage d'inertie : variables trophiques non-contraintes (variables trophiques contraintes aux variables environnementales). SED = Sédiment ; MOP = Matière Organique Particulaire ; LNA = Bactéries Low Nucleotid Acid content ; MUFA = Mono-Unsaturated Fatty Acid ; MES = Matière En Suspension ; T_{fond} = Température de l'eau du fond ; T_{surf} = Température de l'eau de surface ; T_{sed} : Température du sédiment de surface

b. Quantité de ressource trophique et recrutement à l'échelle saisonnière

Parmi les 14 variables pour lesquelles des corrélations 2 à 2 ont été testées avec la somme de l'ensemble des recrues, seulement 4 présentent des coefficients de corrélation r de Pearson significatifs ($p < 0,05$; Tableau 16). Aucune de ces variables n'est associée à des concentrations de familles d'acides gras, mais elles représentent toutes une des composantes de la communauté planctonique. Parmi ces 4 variables, les abondances des pico- et nano-cyanobactéries sont corrélées négativement ($R^2 = 0,709$ et $0,839$, respectivement) et les abondances de nano-eucaryotes et de bactéries HNA sont corrélées positivement ($R^2 = 0,706$ et $0,805$, respectivement) avec les effectifs cumulés des recrues (Tableau 16).

Tableau 16 Récapitulatif des tests du coefficient de corrélation r de Pearson et du R^2 entre la somme des recrues totales des deux années de suivi en fonction des concentrations moyennes de familles d'acides gras et des abondances des différentes composantes de la communauté planctonique. Les variables en dessous du seuil de significativité sont en gras ($p < 0,05$)

	r	R^2	p-value
Total.FA	0,459	0,210	0,3604
Sum.SFA	0,263	0,069	0,6151
Sum.BFA	0,767	0,588	0,0750
Sum.MUFA	0,806	0,649	0,0531
Sum.PUFA	0,532	0,283	0,2778
Sum.EFA	0,416	0,173	0,4126
Sum.w3	0,474	0,225	0,3421
Sum.w6	0,600	0,359	0,2085
Picocyanobactéries	-0,842	0,709	0,0353
Nanocyanobactéries	-0,916	0,839	0,0103
Picoeucaryotes	-0,663	0,440	0,1507
Nanoecaryotes	0,840	0,706	0,0361
Bactéries HNA	0,897	0,805	0,0154
Bactéries LNA	0,068	0,005	0,8983

IV. DISCUSSION

Pour la première fois, nous mettons en évidence par cette étude *in situ* l'influence combinée des variations de la qualité des ressources trophiques pélagique et benthique sur le déclenchement de la fixation primaire des bivalves à l'échelle d'une saison de reproduction. Ces résultats sont obtenus dans un système côtier aux conditions environnementales qui contrastent avec celles des lagunes oligotrophes des îles de la madeleine (Trottet et al., 2007) où les travaux de Toupoint et al. (2012a) ont permis de proposer l'hypothèse du TST. La Baie du Mont Saint Michel est en effet caractérisée par un régime mégatidal extrême qui engendre de fortes contraintes hydrosédimentaires et qui est siège d'une forte productivité primaire. Le taux de fixation des recrues de la famille dominante de l'habitat étudié est sous le contrôle de facteurs qui stimulent ou inhibent la sédentarisation des bivalves et qui découlent majoritairement des variations de la qualité de la ressource trophique aussi bien pélagique que benthique.

1. Déclenchement de la fixation

a. Composante trophique pélagique

Nous montrons dans cette étude que le déclencheur pélagique de la fixation des bivalves est composé de plusieurs sources d'alimentation potentielles incluant les abondances de picoeucaryotes et de bactéries LNA, l'abondance relative de l'acides gras 20:5 ω 3 par rapport aux lipides totaux et le ratio des concentrations de trois acides gras (16:4 ω 3+18:3 ω 3)/ ω 3. L'hypothèse du TST émise par Toupont et al. (2012a) est confirmée pour les populations de *Mytilidae* des sédiments grossiers de l'archipel de Chausey puisqu'il existe bien un synchronisme entre l'apparition de picoeucaryotes dans la colonne d'eau et le taux de fixation des recrues. Plus précisément, les blooms de picoeucaryotes planctoniques, détectés à la fois par l'augmentation du nombre de cellules picoeucaryotiques et du « proxy » (16:4 ω 3+18:3 ω 3)/ ω 3, stimulent significativement la fixation des recrues de bivalves sur le sédiment. Toutefois, nous apportons de nouvelles informations quant à la nature et l'origine potentielle de ce signal déclencheur : le TST ne se réduit pas à un pic d'abondance de cellules autotrophes d'une classe de taille inférieure à 2 μ m, mais il inclut aussi trois groupes d'acides gras d'intérêts structural et énergétique pour les jeunes bivalves, à savoir les acides gras 16:4 ω 3, 18:3 ω 3 et de celui essentiel eicosapentanoïque (EPA ; 20:5 ω 3). Les deux premiers sont les acides gras caractéristiques, car majoritaires, de la composition lipidique de deux classes de microalgues de la lignée verte, appartenant à la division des *Chlorophyta* : les *Chlorophyceae* et *Prasinophyceae* (Ackman et al., 1968 ; Chu et al., 2008 ; Dalsgaard et al., 2003 ; Viso & Marty, 1993). Ces résultats sont en adéquation avec ceux de Not et al. (2004) montrant que la communauté picoeucaryotique de la Manche est largement dominée par une seule espèce, de la classe de *Prasinophyceae*, *Micromonas pusilla*. Le troisième acide gras, l'EPA, est considéré traditionnellement comme un marqueur de microalgues au sens large, mais il est particulièrement abondant chez les organismes de la classe des *Bacillariophyceae*, division des *Chromophyta*, aussi appelés diatomées (Dalsgaard et al., 2003 ; Graeve et al., 1994 ; Kelly & Scheibling, 2012 ; Meziane et al., 1997 ; Richoux & Froneman, 2008 ; Viso & Marty, 1993). Même si les diatomées présentent une large gamme de taille, de 2 à 200 μ m et qu'elles peuvent créer des chaines (Grethe & Erik, 1996), notre échantillonnage ne prend en compte que celles appartenant aux fractions pico- et nanoplanctoniques (< 20 μ m), confirmant ainsi le rôle de ces microalgues sur le déclenchement de la fixation des bivalves.

Cependant, certains acides gras biomarqueurs des microalgues sont aussi retrouvés en proportion importante dans les macroalgues. En effet, les macroalgues rouges (*Rhodophyta*), des genres *Polysiphonia* et *Corallina*, brunes (*Phaeophyta*), des genres *Laminaria* et *Sargassum*, et vertes

(*Chlorophyta*), des genres *Enteromorpha* et *Ulva*, sont largement constituées de PUFA à 18 et 20 carbone (C_{18} et C_{20}), particulièrement les 18:3 ω 3 et 20:5 ω 3 (Dalsgaard et al., 2003 ; Graeve, 2002 ; Kelly & Scheibling, 2012 ; Li & al., 2002 ; Viso & Marty, 1993). Dans l'archipel de Chausey, les macroalgues sont abondantes et le site d'étude est notamment entouré par des tapis d'*Enteromorpha* spp., au Nord et à l'Ouest, et de macroalgues brunes des genres *Lanumaria* spp. et *Sargassum* spp., au Sud et à l'Est (Godet, 2008 ; Jegou & Crézé, 1977 ; Observations personnelles). Même si la gamme de taille de MOP échantillonnée n'inclue pas les grands fragments de macroalgues, ces dernières sont toutefois susceptibles de contribuer en partie à la proportion de ces acides gras de la MOP. En effet, en milieu côtier, seulement 10% de la production nette de macroalgues entrent dans les réseaux trophiques *via* la consommation directe par les brouteurs, les 90% restant sont intégrés au réseau trophique en tant que MOP, à 60%, et matière organique dissoute (DOM), à 30% (Mann, 1982 ; Pomeroy, 1980). De plus, des exsudats excrétés par les macroalgues, contenant certains acides gras, intègrent la MOP (données non-publiées) et peuvent participer au régime alimentaires de bivalves, tel qu'il a déjà été montré pour les praires *Venus verrucosa* de l'archipel de Chausey (Pérez et al. 2013).

Nous sommes néanmoins bien conscients que le lien trophique entre les microalgues et les larves de bivalve, sous-jacent à l'hypothèse du TST, n'a pas encore été démontré en conditions naturelles. Pourtant, des travaux ont bien illustré la capacité des larves de bivalves à consommer des particules picoplanctoniques. Pour leur part, Raby et al. (1997) montrent que le spectre de taille des particules ingérables par les larves de bivalves s'échelonne de 2 à 25 μ m. Ces mêmes auteurs montrent que le contenu des glandes digestives des larves des bivalves *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* et *Placopecten magellicanus* révèle que la majorité des proies consommées (en proportion et abondance de cellules) sont des particules inférieures à 5 μ m, essentiellement constituées de flagellés comme les *Prasinophyceae* (2 μ m). De plus, les cellules picoplanctoniques ont la capacité de se concentrer naturellement dans la colonne d'eau formant des agrégats (< 1 mm), qui facilitent la consommation par les filtreurs (Waite et al., 2000). Selon la littérature, le taux de rétention de bivalves adultes avoisine 50% pour des particules d'une taille inférieure à 5 μ m, mais il augmente significativement de 50% en cas d'agrégation de ces particules (Kach & Ward 2008). En laboratoire, la consommation d'organismes picoplanctoniques (microalgues *Isochrysis galbana*, cyanobactéries *Synechococcus* spp. et bactéries hétérotrophes) a été démontré pour des larves de bivalves des espèces *Crassostrea gigas* et *Mercenaria mercenaria*, *via* l'utilisation de cellules marquées enrichies en ^{14}C (Douillet, 1993a ; Gallagher et al., 1994). De plus, le taux de croissance des larves de *Mercenaria mercenaria* est le même, qu'elles soient nourries avec du nano- ou du picoplancton, à concentration équivalente de carbone. Nous montrons que la présence de ce picoplancton, dont les cellules individuelles ou sous forme d'agrégat peuvent être une source d'alimentation larvaire, stimule leur fixation primaire. Ainsi, à

l'instar de Toupoint et al. (2012a) nous proposons que le ratio des pourcentages $(16:4\omega3+18:3\omega3)/\omega3$ soit défini comme le « Picoeucaryotic Settlement Trigger ratio » (« PST ratio ») puisque l'apparition des picoeucaryotes, qu'il représente, dans la colonne d'eau a pour effet de déclenché la fixation des recrues de bivalves. Il est toutefois hasardeux de conclure que ce PST implique une relation trophique directe ou qu'il soit perçu par les larves comme un signal biochimique traduisant des conditions favorables à la métamorphose et qui induit un changement comportemental clôturant la vie pélagique. L'étude récente de Jolivet et al. (*soumis*) apporte des éléments essentiels à notre interprétation. Ces auteurs ont montré, en conditions expérimentales, que les larves compétentes (pédi-véligères) de *Mytilus edulis* consommaient du picoplancton eucaryote et procaryote et que les acides gras assimilés provenaient préférentiellement de la souche picoeucaryotique *Nannochloropsis oculata* au dépens des cyanobactéries du genre *Synechococcus* spp. En complément, ces mêmes auteurs ont observé que l'ajout du picoplancton, dans des enceintes expérimentales contenant des larves compétentes de la moule *Mytilus edulis*, stimulait significativement le taux de fixation, démontrant ainsi clairement le lien trophique entre cette souche microalgale et la fixation primaire benthique des bivalves.

Par ailleurs, la présence des bactéries LNA dans la colonne d'eau favorise faiblement mais significativement la fixation des recrues de bivalves. De manière générale, les bactéries planctoniques interviennent dans la boucle microbienne qui inclue des processus de dégradation de la matière organique dissoute et particulaire. Aux augmentations d'abondance de phytoplancton succède généralement une stimulation de l'activité de la boucle microbienne (Buchan et al. 2014). La cytométrie en flux permet de faire la distinction entre deux types de bactéries hétérotrophes, HNA et LNA. De manière générale, les bactéries HNA, caractérisées par un stock important d'acides nucléiques, constituent la fraction la plus active des communautés bactériennes planctoniques. Les bactéries LNA, au faible contenu en acides nucléiques, sont considérées comme des cellules inactives ou mortes. Cette dichotomie a toutefois été remise en question depuis plusieurs années, car il ne semble pas exister de relation linéaire entre la quantité d'acides nucléiques, observée par cytométrie en flux, et l'activité métabolique de ces procaryotes. En effet, les bactéries HNA ne sont pas obligatoirement plus actives que les LNA, ces dernières étant capables d'assurer un rôle métabolique aussi important que les bactéries HNA (en fonction d'un substrat donné) et ces deux types de bactéries ne semblent pas appartenir à des groupes phylogénétiques différents mais plutôt à deux fractions intrinsèques à chaque communauté (Bouvier et al., 2007 ; Longnecker et al., 2005). Les bactéries planctoniques sont connues pour jouer un rôle dans la nutrition d'organismes de nombreux taxa marins, qu'ils soient pélagiques ou benthiques, comme les rotifères, bryozoaires, polychètes, cirripèdes, gastéropodes et bivalves (Douillet, 2000 ; Gosselin & Qian, 2000 ; Leroy et al., 2012). Chez

ces derniers, la bactériovorie est une source non négligeable de carbone pour les larves (Douillet, 1993b). Les bactéries sont préférentiellement consommées lorsque les larves de bivalves sont dans un milieu pauvre en microalgues, assurant une quantité d'énergie suffisante pour leur survie et leur métamorphose (Douillet, 2013a ; Tang et al., 2006 ; Tomaru et al., 2000).

A ce stade, il paraît pertinent de proposer qu'*au sein de la composante pélagique du signal déclencheur de la fixation des bivalves de l'archipel de Chausey, Micromonas pusilla soit l'un des éléments principaux des eucaryotes, que les bactéries sont probablement une source de nourriture pour les bivalves lors de la fixation mais qu'elles témoignent surtout de la présence de microalgues en décomposition, et que les macroalgues, via leur matière détritique et exsudats, ont aussi un rôle potentiel sur la fixation larvaire, dont la contribution réelle reste à estimer.*

b. Composante trophique benthique

Pour la composante benthique, l'acide gras essentiel 22:6 ω 3, acide docosahexaénoïque (DHA), participe à un degré équivalent à la composante picoeucaryotique pélagique dans la fixation des larves de bivalves. Le DHA et plus largement les PUFA en C₂₂ sont retrouvés en grande proportion chez les dinoflagellés (*Dinophyceae*) et les coccolithophores (*Prymnesiophyceae*) ce qui confirme les nombreux travaux sur le rôle des biofilms associés au substrat dans le contrôle de la fixation des recrues d'invertébrés (Hadfield, 2011). Cependant, ces organismes sont aussi représentés par une grande proportion de 18:4 ω 3 (Dalsgaard et al., 2003 ; Graeve et al., 1994 ; Kelly & Scheibling, 2012 ; Viso & Marty, 1993). Autant dans la colonne d'eau qu'associé au sédiment de surface, cet acide gras est négativement corrélé au taux de fixation des recrues de *Mytilidae*. Au premier abord, ces deux types d'observations semblent contradictoires si l'on utilise ces acides gras comme marqueurs d'un même groupe taxonomique. Cependant, au sein d'un taxa, la proportion relative de chaque acide gras représentatif varie entre les espèces (Dalsgaard et al., 2003 ; Viso & Marty, 1993). En effet, l'évolution des concentrations en 22:6 ω 3 et 18:4 ω 3 dans le sédiment montre que l'augmentation du 18:4 ω 3 les premières semaines de juillet n'est pas accompagnée par une augmentation du 22:6 ω 3, alors que ces deux acides gras sont covariant à partir du début du mois d'août. Ceci peut traduire le développement d'une espèce de *Dinophyceae* ou de *Prymnesiophyceae*, après le premier pic de fixation des *Mytilidae*, contenant surtout du 18:4 ω 3 et peu ou pas de 22:6 ω 3, et le développement d'une autre espèce, lors du second pic de fixation, avec des proportions relativement comparables entre les acides gras. Il serait donc pertinent d'utiliser la méthode des acides gras marqueurs en couplage à d'autres analyses moléculaires, telles que la composition pigmentaire et la taxonomie moléculaire *via* le « DNA

barcoding » ou le pyroséquençage (Robuchon et al., 2015), pour affiner au mieux l'identification des espèces d'algues brunes responsables de la stimulation ou de l'inhibition de la fixation des recrues. En outre, d'un point de vue plus physiologique, il semble logique que la présence en grande proportion de 22:6 ω 3 favorise la fixation des recrues de bivalves car il leur est essentiel (Soudant et al., 1996 ; Soudant et al., 1998). A cet égard, Da Costa et al. (2015) ont montré que chez les larves de *Crassostrea gigas* le 22:6 ω 3 semble être le seul acide gras strictement essentiel pour ce bivalve car les acides gras 20:4 ω 6 et 20:5 ω 3 sont synthétisés *de novo* par les larves. Cependant, il n'a pas encore été déterminé si cette biosynthèse *de novo* des acides gras 20:4 ω 6 et 20:5 ω 3 est suffisante pour subvenir aux besoins physiologiques de ces organismes.

La somme des proportions de MUFA sur le sédiment ressort comme un facteur inhibant la fixation des bivalves. L'origine de ces MUFA est double à partir des SFA ou des PUFA. La première voie est la biosynthèse classique des acides gras MUFA qui implique la désaturation de précurseurs de type SFA (C_{14,16,18,20}) en créant une double liaison entre les carbone 9 et 10 qui (Dalsgaard et al., 2003). Pour la seconde, les MUFA résultent de la dégradation des PUFA, *via* plusieurs cycles de β -oxydation, par les bactéries (Dalsgaard et al., 2003 ; Gurr et al., 2002). Hormis les voies de synthèse et de dégradation aboutissant à la production de MUFA, leur présence dans un milieu traduit l'existence de bactéries, puisque le 18:1 ω 7 est qualifié comme un marqueur bactériens (Meziane et al., 1997). Ainsi, la présence de MUFA traduit des processus de dégradation de la matière organique associée au sédiment superficiel et ces acides gras monoinsaturés sont des composantes énergétiquement et structuralement moins intéressantes pour les larves de bivalves que les PUFA, ce qui pourrait ainsi expliquer que les recrues soient inhibées lors de leur phase de sédentarisation.

Cependant, la composante bactérienne du sédiment n'apparaît pas, dans cette étude, comme un facteur d'importance pour le recrutement. Les bactéries des biofilms sont une source potentielle de nourriture et jouent un rôle dans l'adhésion des jeunes stades des invertébrés sur le substrat (Hadfield, 2011 ; Yang et al., 2014a). De plus, il a été montré que certaines espèces composant les biofilms bactériens dégagent des signaux chimiques inducteurs de la fixation et de la métamorphose de recrues de bivalves (Li et al., 2014 ; Pawlik, 1992 ; Snelgrove, 1997 ; Yang et al., 2013). La présence de bactéries sur le sédiment est corrélée avec l'âge du biofilm qu'elles composent, de la même manière que la quantité de diatomées, la concentration en chlorophylle *a* et son épaisseur (Toupoint et al., 2012b ; Yang et al., 2014b). L'âge du biofilm est un estimateur de sa composition et il est communément admis que, passé un certain âge, les signaux chimiques émis par les organismes du biofilm sont des inducteurs de la fixation et de la métamorphose des invertébrés benthiques (Hadfield & Paul, 2001 ; Hadfield, 2011 ; Toupoint et al., 2012b).

c. Déclencheur de fixation et paramètres environnementaux

Enfin l'analyse de redondance révèle l'effet significatif de la température de toute la colonne d'eau et de la salinité sur les composantes du déclencheur de fixation des recrues. L'effet de la température de l'eau et du sédiment de surface ne reflète qu'une partie de la cascade de réactions physico-chimiques permettant l'accès à un environnement favorable au développement de micro- et macroalgues. En effet, la température de l'eau est hautement corrélée à la quantité d'énergie radiative, l'irradiance, élément primordial pour que les organismes autotrophes réalisent la photosynthèse. Bien que l'effet de la salinité sur les variables des modèles soit significatif, les variations de ce paramètre au cours du suivi sont très faibles, ce qui ne nous permet pas de suggérer d'impact important de ce paramètre sur la qualité de la ressource trophique. Cependant, il existe un lien entre la température de l'eau, la salinité et le pH, tous trois agissant sur la chimie des carbonates et par conséquent sur la biominéralisation des organismes (Dickinson et al., 2012). Ainsi, dans des conditions de grandes variations de salinité, ce paramètre est susceptible d'affecter le métabolisme et la biominéralisation (Oviedo et al., 2014) de certains organismes, tels que les coccolithophores, organismes entourés de plaques calcifiées, susceptibles d'être représentés dans notre étude par l'acide gras 18:4 ω 3.

Enfin, ***le déclencheur de la fixation des larves de bivalves ne doit pas être envisagé comme la somme de plusieurs ingrédients mais plutôt un « cocktail » où la proportion de chacun des ingrédients par rapport aux autres est critique.***

Récemment, Matias et al. (2015) concluent que les performances de développement (croissance coquillière, contenu organique des larves) de *Ruditapes decussatus* sont optimales lorsque les larves sont nourries avec un mélange de *Prymnesiophyceae* et *Bacillariophyceae*, d'une proportion de 60/40. L'avantage d'étudier les abondances relatives des acides gras nous donne une vision de la proportion de chacun par rapport à l'ensemble des composantes, à la fois de la MOP et du sédiment. Lorsqu'une augmentation de la proportion d'un acide gras est observée, elle n'est pas nécessairement liée à une augmentation de la concentration de ce même acide gras. Ainsi, cela suggère que l'effet stimulateur d'un acide gras peut être lié à une diminution de sa concentration tant que l'ensemble des autres acides gras du déclencheur voient leur concentration diminuer au moins tout autant.

Il est donc nécessaire d'adopter une vision globale, afin de prendre en compte l'ensemble des variations des quantités d'un ingrédient par rapport à un autre.

2. Abondance et diversité interannuelle du recrutement

Nos travaux basés sur deux suivis d'échantillonnage à haute fréquence ont clairement montré que les assemblages de recrues de bivalves associés à l'habitat des sables grossiers à *G. glycymeris* étaient très diversifiés (33 taxa) et que cette richesse taxonomique était similaire entre 2013 et 2014 (27 taxa communs entre les deux années). A l'échelle macrofaunique, la richesse spécifique des bivalves est nettement plus faible, car seules 8 espèces ont été inventoriées lors de la cartographie et la description de cet habitat sur l'archipel de Chausey (Godet, 2008). *Goodallia triangularis*, *Mytilus edulis* et *Spisula ovalis* composent cet assemblage de bivalves à l'échelle macro- et méiofaunique. Les cinq autres espèces macrofauniques décrites dans cet habitat sont *Arcopagia crassa*, *Capsella variegata*, *G. glycymeris*, *Laevicardium crassum*, *Parvicardium scabrum* et *Paphia rhomboides*. Ces dernières n'ont pas été formellement identifiées à l'échelle méiofaunique, mais il y a de fortes probabilités (observations taxonomiques) pour qu'elles correspondent aux recrues identifiées respectivement comme Unknown sp10, Unknown sp3, Unknown sp13, *Cardiidae* sp4, *Cardiidae* sp2 et *Veneridae* sp2 (Annexe 13). A l'exclusion des espèces communes aux deux classes de taille, 25 taxa identifiés chez les recrues ne sont pas observés à l'état adulte. Cette différence révèle l'importance des processus post-fixation modulant la diversité des cortèges d'espèces. Les processus de mortalité post-métamorphose sont non-négligeables mais nos résultats mettent en évidence le poids potentiel des mécanismes de migrations secondaires des bivalves. Ces derniers sont effectifs à l'échelle de la méiofaune, des juvéniles et des adultes (Günther, 1992), et participent autant à la dispersion des organismes que leur phase larvaire planctonique, leur permettant ainsi de coloniser tout au long de leur vie benthique des habitats favorables en réponse à des perturbations locales (Grantham et al., 2003 ; Olivier et al., 1996 ; Pilditch et al., 2015).

L'abondance globale des recrues de bivalves diffère drastiquement entre les deux années de suivi. L'hypothèse avancée pour expliquer ce contraste se base sur les résultats obtenus par Toupoint et al. (2012a), montrant que des années à fort recrutement correspondent à de plus fortes concentrations en PUFA et EFA dans la colonne d'eau. Ces résultats suggèrent donc qu'une grande quantité de ressource trophique de bonne qualité soutient un recrutement plus abondant. Cette hypothèse n'est pas entièrement vérifiée dans le cadre de notre étude car les variables relatives aux acides gras n'agissent pas significativement sur le recrutement des bivalves sur l'ensemble d'une période de reproduction. Les différences de composition de la MOP entre les milieux oligo- et eutrophe pourraient expliquer ces réponses opposées entre ces deux écosystèmes. En effet, en milieu oligotrophe, les rares blooms d'autotrophes bouleversent la nature de la MOP, via l'apport de PUFA microalgues, et par cascade le réseau trophique basé sur des producteurs hétérotrophes (Trottet et

al., 2007). De ce fait, les différences de qualité de la MOP en terme de composition lipidique sont très marquées entre des années avec et sans blooms, rendant significatif l'action des PUFA et EFA sur le recrutement global des bivalves. A l'inverse, au sein des environnements eutrophes, très peu limités en apport de nutriments (Teichberg et al., 2010), les producteurs primaires autotrophes sont à la base du réseau trophique (Valiela et al., 1997). Ainsi, le niveau de base de concentration en PUFA et EFA dans la MOP est naturellement élevé, diluant l'effet des blooms micro- et macroalguaux sur la quantité et la proportion de ces acides gras.

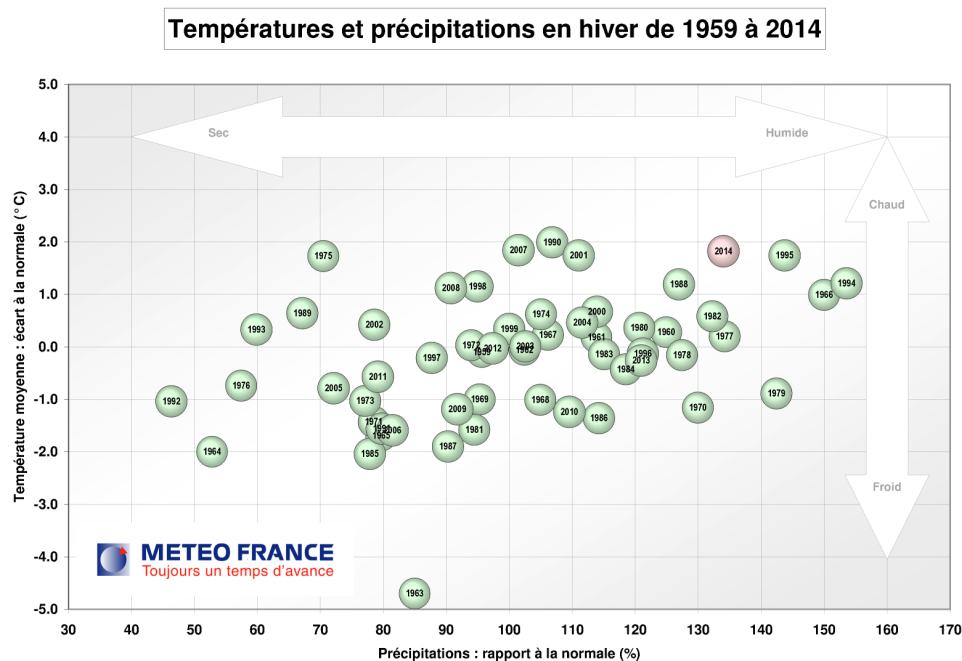


Figure 50 Evolution de la température de l'air (écart à la normale ; °C) et des précipitations (rapport à la normale ; %) lors des hivers de 1959 à 2014 en France. Tirée de MétéoFrance (2015). L'année 2014 est en rose.

Cependant, l'abondance de certaines composantes planctoniques agit de manière significative sur le recrutement global. En effet, plus l'abondance de nanoeucaryotes est importante au cours d'une année, plus le recrutement global est fort. Cette même relation est observable avec les bactéries HNA. Ces deux variables symbolisent directement, pour les nanoeucaryotes, et indirectement, pour les bactéries HNA (c.f. section précédente), la quantité de nourriture disponible pour les recrues. Les nanoeucaryotes mesurés sont des microalgues ou des fragments détritiques de macroalgues puisque ce sont des organismes autotrophes d'une taille comprise entre 2 et 20 μm . Ainsi, ils appartiennent, en partie, aux mêmes divisions taxonomiques que les picoeucaryotes cités précédemment et sont

donc susceptibles d'être composés des même acides gras essentiels nécessaires au développement et au recrutement des recrues de bivalves.

Bien évidemment, la seule variable trophique (qualitative et quantitative) ne peut expliquer à elle seule les différences globales de recrutement entre les deux années de suivi et il convient de prendre en compte toutes les écophases du cycle de vie des invertébrés marins benthiques (c.f. Introduction). Les conditions météorologiques entre les deux années diffèrent nettement pour la température de l'air, les précipitations et l'ensoleillement (MétéoFrance, 2015). En effet, la température moyenne de l'air lors de l'année 2013, tout comme celles de 2011 et 2012, est proche de la valeur référence (calculée sur les données de 1981 à 2010) alors que l'année 2014 montre une augmentation de 2°C par rapport à la normale (Figure 50). Nous avons observé le même patron dans le cadre de notre étude, la température moyenne de l'eau de surface et du sédiment étant supérieure en 2014 d'environ 1 et 2°C respectivement. Ces différences peuvent s'expliquer par l'alternance d'un régime négatif de l'oscillation Nord Atlantique (NAO) en 2013, puis d'un indice NAO positif en 2014 (Climate Prediction Center, 2015). Ces conditions météorologiques contrastées sont susceptibles d'affecter le recrutement de l'ensemble des bivalves sauvages des côtes françaises, **en agissant directement sur la fonction de reproduction des bivalves** (e.g. maturation des géniteurs, période de ponte, durée de vie larvaire, taux de fixation) et indirectement *via* des modulations de la disponibilité en nourriture (phytoplancton) pour les différents stades de vie.

Les résultats obtenus par le du réseau VELYGER : "*Observer, Analyser et Gérer la variabilité de la reproduction et du recrutement de l'huître creuse en France*", piloté par IFREMER (Pouvreau, 2014 ; Pouvreau, 2015), montrent, d'une part, que cette différence d'intensité de recrutement entre les 2013 et 2014 est généralisée à l'ensemble de la façade Atlantique et, d'autre part, que cela peut être expliqué par des contraintes qui s'expriment dès la phase de maturation des géniteurs. L'exemple de la Baie de Bourgneuf est le plus flagrant et comparable aux données de notre étude : Les conditions de l'hiver 2012-2013 plus froid que celui de 2013-2014, (humide et doux, MétéoFrance, 2015) ont induit la production d'une quantité suffisante de ressource trophique (production primaire) et une accélération de la gamétogénèse avec une fécondité élevée. Même si ces deux derniers paramètres ne sont pas mesurés, la date de ponte constitue le fait marquant différenciant la reproduction de *Crassostrea gigas* entre les deux années. La température de l'eau au début de l'été conditionnant la date de ponte, la situation au printemps et au début de l'été 2013, relativement froide, permet d'expliquer une date de ponte tardive lors de la deuxième quinzaine d'août. A l'inverse, un début de saison 2014 extrêmement doux, décale la ponte à la deuxième quinzaine de juillet.

Bien que les abondances larvaires dans la colonne d'eau soient similaires entre les deux années, leur durée de vie pélagique (PLD = Pelagic Larval Duration) s'est révélée beaucoup plus courte en 2014 (12

jours vs >20 jours en 2013). Le PLD est un facteur, jouant un rôle important à la fois sur la mortalité totale et la capacité de dispersion d'un stock de larve donné (Pineda et al., 2007), qui permettrait d'expliquer les différences extrêmes de recrutement mesurées, en baie de Bourgneuf, par le captage de naissain sur coupelle : le nombre de naissain moyen capté par coupelle était de 5 en 2013 et supérieur à 200 en 2014. Ces résultats corroborent ainsi ceux obtenus dans notre étude, montrant un recrutement multispécifique global supérieur en 2014.

V. CONCLUSION

Le déclencheur de la fixation des bivalves dans un environnement eutrophe, tel que l'archipel de Chausey, est composé de sources trophiques potentielles d'origines pélagique et benthique. Nous savons que la durée de vie larvaire des organismes à cycle de vie benthopélagique est plus longue chez les espèces à stade planctotrophe que celles à stade lecithotrophe (Thorson, 1950). Cependant, les larves planctotrophes ne peuvent pas rester indéfiniment dans la colonne d'eau, elles doivent se fixer pour entamer leur métamorphose. Précédemment, le comportement de prospection d'un milieu favorable pour l'établissement des recrues était envisagé uniquement du point de vue du substrat, c'est à dire que les larves n'étaient attentives uniquement aux signaux chimiques provenant du sédiment et plus particulièrement des biofilms (Hadfield, 2011). ***Grâce à cette étude, il est possible d'affirmer que la recherche du milieu favorable par les jeunes bivalves prend en considération des signaux concomitants provenant de la colonne d'eau que du sédiment, et que la quantité de ressource trophique de la colonne d'eau détermine une partie du succès du recrutement à l'échelle d'une saison. Ainsi, cette notion remet en question la définition même d'habitat pour les bivalves. Traditionnellement défini par les caractéristiques physico-chimiques du substrat, la notion d'habitat devrait aussi prendre en compte les caractéristiques du compartiment pélagique, puisque l'étape cruciale du renouvellement des populations qu'est le recrutement (Pedersen et al., 2008) est dépendant de ces deux milieux.***

Conclusion générale et perspectives

Le renouvellement des populations d'invertébrés marins benthiques est principalement attribuable à l'échec ou au succès du recrutement. Les facteurs impliqués dans le déterminisme du recrutement sont nombreux et les échelles spatio-temporelles auxquelles ils s'appliquent sont multiples. Pour nuancer en partie les effets liés à ces facteurs, les larves et post-larves répondent par un comportement adapté lors des phases de pré- et post-fixation en retardant leur métamorphose et en effectuant des migrations secondaires, dans le but de sélectionner un habitat favorable à leur sédentarisation.

La disponibilité d'une ressource trophique de qualité est primordiale pour les jeunes stades de vie des bivalves. Un régime alimentaire riche et varié en sources phytoplanctoniques assure une condition physiologique optimale aux larves et post-larves pour réaliser avec succès leur recrutement, mais encore faut-il que les conditions du milieu soient favorables au développement de cette ressource.

I. DECLenchement DE LA FIXATION ET SUCCES DU RECRUTEMENT DES BIVALVES

Les suivis du recrutement des bivalves sauvages et des variations qualitatives et quantitatives de leur environnement trophique ont permis de mettre en évidence l'importance de la nourriture lors de la phase de fixation/métamorphose. Alors que les précédentes études relatives à l'influence du facteur trophique se concentraient sur le compartiment benthique, l'aspect novateur de cette recherche réside dans l'importance de la ressource trophique pélagique sur le déclenchement de la fixation et le succès du recrutement annuel.

L'hypothèse du « *Trophic Settlement Trigger* » (TST) explique que l'apparition de blooms picoplanctoniques déclenche la fixation primaire des bivalves, reléguant au second plan l'influence de la qualité des biofilms bien que ce facteur soit d'une importance capitale hors périodes d'efflorescence phytoplanctonique. Cependant, l'hypothèse du TST a été développée dans un écosystème singulier, avec un réseau trophique basé sur la production hétérotrophe. Les recherches que nous avons menées dans l'archipel de Chausey avaient pour but principal de tester cette hypothèse dans un environnement très différent, caractérisé par de fortes contraintes hydrodynamiques liées à une grande amplitude de marée et par une production primaire typique des environnements eutrophes. Les résultats montrent que l'augmentation du taux de fixation primaire des Mytilidae est due à des modifications de la qualité des ressources trophiques benthiques et pélagique. En plus d'être vérifié dans cet écosystème, l'hypothèse du TST a été précisée. En effet, le déclenchement de la fixation est associé à l'augmentation du picoplancton et surtout à celle des proportions relatives de certains PUFA dans la MOP (Figure 51). Etabli pour les Mytilidae, l'effet

déclencheur de la fixation du picoplancton photosynthétique devrait être testé sur d'autres espèces de bivalves. Enfin, il serait intéressant de déterminer si le déclenchement de la fixation résulte d'un effet seuil de certains acides gras de la MOP (e.g. une valeur abondance relative minimum) ou simplement d'un changement de la composition phytoplanctonique (e.g. bloom).

Les acides gras 16:4 ω 3 et 18:3 ω 3 sont des biomarqueurs de phytoplancton de la classe des prasinophytes, dont l'espèce dominante de la communauté picoplanctonique de la Manche est *Micromonas pusilla*. Ainsi, c'est grâce à l'utilisation combinée de techniques de cytométrie en flux et de composition en acides gras que nous avons pu développer un nouveau « proxy » des picoeucaryotes photosynthétiques planctoniques corrélé à la fixation primaire, nommé « *Picoeucaryotic Settlement Trigger ratio* » (PST ratio), représenté par la somme des proportions relatives des acides gras 16:4 ω 3 et 18:3 ω 3 rapporté à la somme des proportions relatives des acides gras ω 3 : $(16:4\omega 3 + 18:3\omega 3) / \omega 3$. Il serait pertinent de tester ce proxy dans d'autres masses d'eau pour savoir s'il représente le picophytoplancton eucaryote au sens large ou s'il est uniquement représentatif de *M. pusilla*, et s'il représente un déclencheur de fixation pour les invertébrés marins d'autres environnements.

Les différences d'intensité du recrutement global entre les deux années s'expliquent en partie par la variation de l'abondance de certains organismes picoplanctoniques. Contrairement à notre hypothèse de départ, le recrutement total des bivalves n'est pas influencé par la quantité de PUFA dans la MOP alors que la concentration en cyanobactéries l'inhibe et que les concentrations en nanoeucaryotes et bactéries HNA les favorisent. Les variations d'abondances des bactéries hétérotrophes dans la colonne d'eau traduisent les variations de matière organique en décomposition. Ainsi, les corrélations positives d'abondance des recrues avec les concentrations en nanophytoplancton et en bactéries hétérotrophes représentent la nécessité d'une quantité de matière organique suffisante pour promouvoir un recrutement plus intense. Néanmoins, ces paramètres ne sont certainement pas les seules explications à la variation des patrons de recrutement entre 2013 et 2014. En effet, des conditions météorologiques radicalement différentes sur la première partie de la saison de reproduction opposaient les deux années, ce qui a probablement affecté la capacité de reproduction des bivalves adultes et la survie des larves (effets latents).

Au regard de ces résultats il semble primordial d'adopter une vision globale de l'environnement trophique lorsque l'on souhaite étudier le rôle de la nourriture sur le recrutement des invertébrés marins benthique en milieu naturel. Cette vision holistique de la ressource trophique nécessite 1) la prise en compte des compartiments pélagique et benthique, 2) un regard aussi bien qualitatif que

quantitatif et 3) l'emploi de techniques d'analyses complémentaires qui sont essentielles pour une caractérisation fine de la ressource.

Finalement, ces conclusions nous permettent de remettre en question le concept même d'« habitat benthique » classiquement utilisé de nos jours et défini généralement par une ceinture bathymétrique, la classe granulométrique dominante et une ou plusieurs espèces caractéristiques. Nous avons montré que l'habitat favorable pour une recrue de bivalve est dépendant de caractéristiques trophiques pélagique et benthique. *De ce fait, si le recrutement est la phase cruciale du renouvellement des populations d'organismes à cycle de vie benthopélagique, et que ce recrutement est dépendant des conditions trophiques de la colonne d'eau et du substrat, alors il semble pertinent que la définition d'un habitat rende compte de caractéristiques du substrat et de la masse d'eau sus-jacente.*

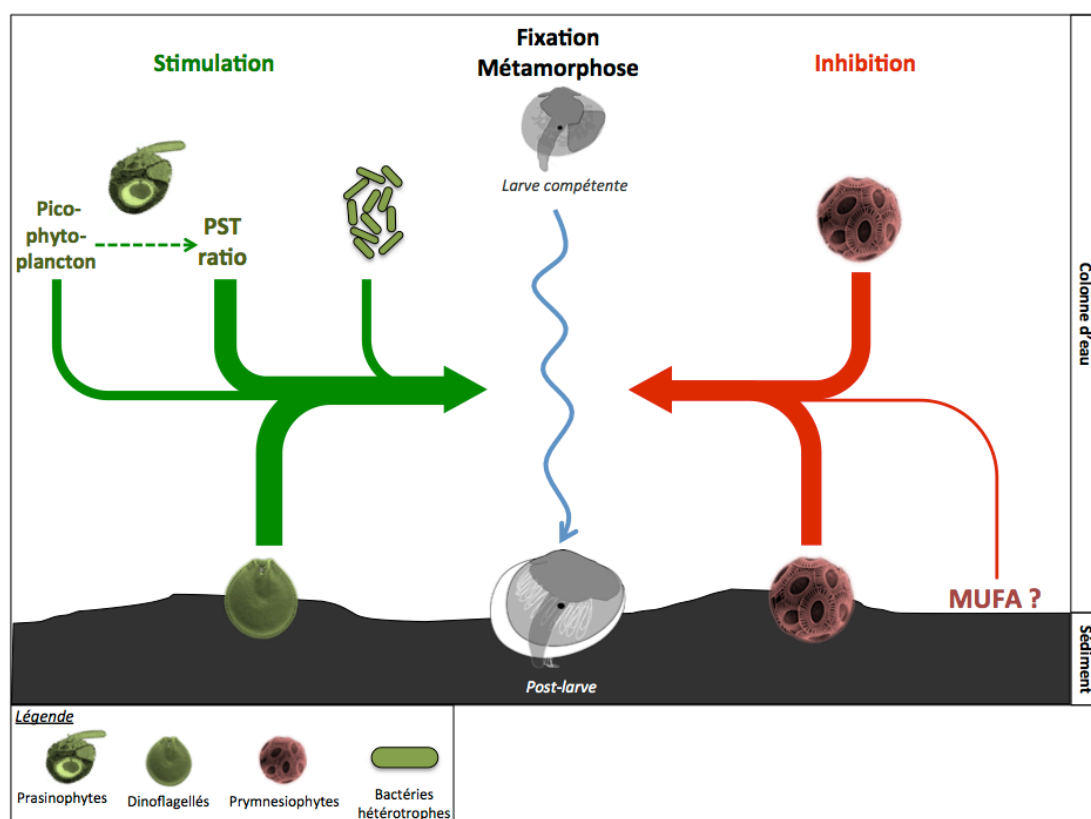


Figure 51 Schéma conceptuel représentant les facteurs trophiques identifiés dans cette étude influençant le déclenchement de la fixation/métamorphose des Mytilidae. L'augmentation des proportions relatives, dans la colonne d'eau ou le sédiment, des MUFA et pymnesiophytes inhibe le taux de fixation des Mytilidae. L'augmentation des concentrations de pico-phytoplancton et de bactéries hétérotrophes dans la colonne d'eau, des proportions relatives de dinoflagellés benthiques et de la valeur du PST ratio stimule le taux de fixation des Mytilidae. PST : *Picoeucaryotic Settlement Trigger* ; MUFA : Somme des acides gras mono-insaturés.

II. PRESSIONS ANTHROPIQUES

1. La pêche à pied récréative au râteau

La pratique du ratissage pour la pêche des bivalves est une pratique impactant négativement ces organismes au cours de leur cycle de vie. Les études passées ont montré que cette pratique entraînait la diminution importante de l'abondance des bivalves d'une taille supérieure et inférieure à la taille légale de capture. Nos travaux complètent les précédentes conclusions en apportant un complément sur les effets du ratissage sur renouvellement des populations de bivalves. L'effet majeur de cette pratique est la diminution de la fixation primaire des bivalves sur les zones impactées, où seulement 50 % de l'abondance totale des recrues de bivalve reste par rapport aux zones non ratissées. Cette perte d'abondance concerne aussi bien les espèces ciblées par la pratique que celles annexes. Ainsi le ratissage touche l'ensemble des assemblages de bivalves de l'habitat des sédiments grossiers, ce qui est susceptible d'affecter le bon fonctionnement de l'écosystème.

Au regard des biens et services écosystémiques, l'habitat des sables grossiers à *G. glycymeris*, sur lequel se concentre cette pêche à Chausey, remplit une fonction de production puisqu'il fournit de la nourriture aux humains, mais aussi des aménités environnementales liées au plaisir de pratiquer cette pêche. Parallèlement, cette pratique agit négativement sur le renouvellement des populations de bivalves, qui sont la source même de cette nourriture et de ce plaisir. Ainsi, il semble impératif de restreindre cette pratique de pêche hors période de recrutement, voire de l'interdire, afin de maintenir les biens et services écosystémiques associés aux estrans. Les gestionnaires du littoral peuvent promouvoir une méthode alternative de pêche tout aussi efficace mais nettement moins destructrice, la « pêche à la pissée ». Cette méthode consiste à repérer les jets d'eau générés par certains bivalves grâce à leurs siphons (e.g. praires, palourdes, spisules) afin de localiser l'emplacement des individus (marquée par un ou plusieurs trous à la surface du sédiment) et de les capturer manuellement. Ainsi, cette méthode beaucoup plus précise laisse une empreinte quasiment inexistante comparée à celle laissée après une pêche au râteau.

2. La mytiliculture sur bouchots

Les pratiques associées à la production d'espèces animales par l'homme sont généralement connotées négativement en raison de leurs impacts sur le milieu naturel. Cependant, notre étude n'a pas montré d'effets néfastes de la mytiliculture sur bouchots sur le recrutement des bivalves. Nos conclusions montrent que les concessions mytilicoles, lorsqu'elles sont implantées dans un milieu à

fort hydrodynamisme dominé par des sédiments grossiers, ont pour effet principal d'augmenter l'hétérogénéité de l'habitat sans pour autant le transformer en un autre. Nos résultats suggèrent que les bouchots de moules tendent à favoriser la fixation primaire d'une grande partie des espèces de bivalves présentes dans l'habitat non-impacté.

Afin de généraliser les effets observés de cette pratique sur le recrutement des bivalves il serait nécessaire de l'étudier en d'autres circonstances, c'est à dire dans des environnements soumis à de faibles contraintes hydrodynamiques et sur plusieurs types d'habitats benthiques. De cette manière, une connaissance approfondie des impacts engendrés par la mytiliculture sur bouchots est nécessaire pour une gestion adéquate de sa pratique, comme, par exemple, autoriser l'implantation de nouvelles concessions dans certains habitats benthiques plutôt que d'autres.

Finalement, il existe encore de nombreuses activités anthropiques dont il reste à déterminer les effets sur le recrutement, comme les pêches professionnelles utilisant des engins trainants (e.g. chalut de fond, drague), connus pour altérer drastiquement le substrat sur leur passage. Par ailleurs, les stimuli sonores d'origines anthropiques (e.g. bruits de moteur, d'aménagements portuaires) sont une nouvelle piste d'étude, car ils semblent favoriser la fixation primaire des bivalves.

III. FONCTION DE NURSERIE DES HABITATS BENTHIQUES

La fonction des habitats benthiques en tant que zone de nurserie pour les bivalves a été analysée lors de la phase de post-fixation du recrutement. La durée d'émersion en zone intertidale impose aux recrues de bivalves d'importantes contraintes environnementales (e.g. dessiccation, température élevée) et limite la durée de contact avec le substrat. Ainsi, ce facteur contrôle l'abondance des recrues de bivalves entre les habitats inter- et subtidaux. La nature du sédiment est le facteur structurant les assemblages de bivalves au stade d'adulte mais aussi dès la phase de recrutement. La présence de fines particules sédimentaires résulte en partie de la présence d'espèces ingénieurs. Ces organismes procurent une structuration tridimensionnelle aux habitats qu'ils composent, avec pour effet principal de stabiliser les sédiments en diminuant les contraintes hydrosédimentaires proches du fond.

Au sein de chaque habitat étudié, les jeunes huitres plates, que nous avons utilisées comme modèle de bivalves juvéniles, ont un régime alimentaire constitué des mêmes sources. Toutefois, les juvéniles immergés dans les fonds à crépidules montrent une concentration totale des acides gras plus élevée dans leurs glandes digestives que ceux des autres habitats. Cette différence peut s'expliquer par le fait que les huitres dépensent moins d'énergie et/ou accèdent plus facilement à la ressource car elles sont sur des sédiments stables où la sédimentation des particules alimentaires est facilitée par la présence d'autres organismes filtreurs. Même si une glande digestive plus grasse ne signifie pas nécessairement

une meilleure condition physiologique de l'organisme, il est probable que ces lipides soient réservés pour faire face à de futures contraintes environnementales.

Finalement, les fonds à crépidules ont une fonction de nurserie plus efficace que les autres, au regard des espèces de bivalves qu'ils hébergent. Néanmoins, pour analyser cette fonction écosystémique dans les détails, il serait pertinent d'effectuer d'autres analyses telles que les mesures d'intensité de la fixation primaire et des paramètres hydrodynamiques au sein de chaque habitat.

IV. MISE EN EVIDENCE DES PROCESSUS POST-FIXATION

Au cours de ces recherches, nous avons mis en évidence à de multiples reprises le poids des processus de post-fixation. Lors des deux suivis du recrutement naturel des bivalves de l'habitat des sables grossiers à *G. glycymeris*, une trentaine d'espèces de bivalves, au stade de post-larves, ont été identifiées. Outre les difficultés d'identification des jeunes stades de bivalves, la démarche utilisée pour discriminer les taxa nous permet d'affirmer qu'un minimum de 33 espèces ont recruté sur cet habitat jusqu'à une taille de <1 mm. Cependant, la description de ce même habitat fait état de seulement 9 espèces de bivalves adultes et correspondent à l'assemblage caractérisant l'habitat. Ainsi, la disparition des individus appartenant au moins à 24 espèces, entre le stade de post-larves juste métamorphosées et le stade adulte, est principalement due au processus post-fixation. Deux possibilités sont offertes aux individus recrutés sur l'habitat qui ne leur est pas favorable : la mort (e.g. par prédation ou manque de ressources) et la migration secondaire.

Les résultats associés aux expérimentations sur l'impact de la pêche au râteau révèlent également ces processus post-fixation. La zone d'étude de notre habitat modèle était entourée pour moitié par l'habitat des sables plus ou moins envasés de mi-marée à *Arenicola marina*, dans lequel l'espèce *Abra tenuis* domine l'assemblage de bivalves adultes. Lors de cette étude, des recrues d'*A. tenuis* de 2 à 5 mm étaient retrouvées en plus grande abondance dans les parcelles ratissées que dans les parcelles non-impactées. Ces individus ont déjà commencé leur vie benthique puisque leur taille est relativement grande pour une post-larve. Ainsi, les abondances significativement supérieures de post-larves âgées d'*A. tenuis* dans les parcelles ratissées reflètent l'action de processus de migrations secondaires. Plus précisément, ces migrations secondaires sont le résultat de mécanismes actifs (processus eco-éthologique) et passifs (érosion) de remise en suspension. De ce fait la distribution préférentielle des *A. tenuis* dans les zones ratissées peut être le reflet du comportement de ces recrues à chercher volontairement un habitat différent de celui où elles se sont fixées.

Ces preuves de processus actifs de migrations secondaires posent la question de leur poids dans la distribution des populations de bivalves. Cette question est d'autant plus pertinente dans une mosaïque d'habitats comme Chausey où le paysage benthique offre une large gamme de substrats

aux jeunes stades de bivalves. Par ailleurs, en complément de la fonction de nurserie, nous pouvons imaginer que certains habitats serviraient de zone « réservoir » pour les tous premiers stades de vie benthique des bivalves, comme un point de départ commun pour l'ensemencement final des habitats ciblés par chaque espèce.

Dans le contexte actuel des changements climatiques, il est attendu que le compartiment pélagique subisse des changements drastiques au cours des prochaines décennies. L'augmentation du rayonnement solaire, des températures de surface et l'acidification des océans sont susceptibles de modifier la structure des communautés phytoplanctoniques et, par extension, leur rôle fondamentale dans les cycles biogéochimiques. Les espèces calcifiées, telles les coccolithophores, seront particulièrement touchées par la diminution du pH alors que d'autres en profiteront. Il est attendu que ces changements climatiques favorisent le développement de microalgues picoplanctoniques, au détriment de producteur primaire de taille supérieure. De ce fait, plusieurs questions émergent des modifications associées au phytoplancton pour le recrutement des invertébrés marins. Les changements de composition des producteurs primaires vont-ils être bénéfique aux consommateurs lors de leur recrutement ? Est-ce que l'effet déclencheur des picoeucaryotes sera toujours efficace ou sera-t-il dilué ? Avec des changements de qualité et de quantité de la production primaire, l'environnement trophique des recrues sera perturbé, influençant ainsi directement la condition physiologique des jeunes stades. Ainsi, qu'en sera-t-il des processus post-fixation ? Est-ce que les patrons de distribution seront plus ou moins balancés par l'action des migrations secondaires ? Ces questions trouveront réponses uniquement par la mise en place de futures recherches articulées autour de l'environnement côtier.

Références

– A –

- Ackman RG, Tocher CS, Mc Lachlan J (1968) Marine phytoplankter fatty acids. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 25:1603-1620
- Alfaro AC (2006) Population dynamics of the green-lipped mussel, *Perna canaliculus*, at various spatial and temporal scales in northern New Zealand. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 334:294-315
- Allen TFH, Starr TB (1982) Hierarchy. Perspectives forecological complexity. The University of Chicago Press, Chicago, 310p
- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR (2008) PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK
- Andresen H, Dorresteijn I, van der Meer J (2013) Growth and size-dependent loss of newly settled bivalves in two distant regions of the Wadden Sea. Marine Ecology Progress Series 472:141-154
- Andresen H, Strasser M, van der Meer J (2014) Estimation of density-dependent mortality of juvenile bivalves in the Wadden Sea. PLoS ONE 9:e102491
- Anta J, Pena E, Puertas J, Cea L (2013) A bedload transport equation for the *Cerastoderma edule* cockle. Journal of Marine Systems 111:189-195
- Armbrust EV (2009) The life of diatoms in the world's oceans. Nature 459:185-192
- Armonies W (1994) Drifting meiobenthic and macrobenthic invertebrates on tidal flats in Königshafen - a review. Helgolander Meeresun 48:299-320
- Arrigo KR, Matrai PA, and Van Dijken LG (2011) Primary productivity in the Arctic Ocean: Impacts of complex optical properties and subsurface chlorophyll maximum on large-scale estimates. Journal of Geophysical Research 116:0-22
- Aucoin F, Doiron S, Nadeau M (2004) Guide d'échantillonnage et d'identification des larves d'espèces à intérêt maricole. Guide/Publication G005. MAPAQ, Québec, CA
- Austin MP, (2002a) Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. Ecological Modelling 157:101-118
- Axiak V, George JJ (1987) Effects of exposure to petroleum hydrocarbons on the gill functions and ciliary activities of a marine bivalve. Marine Biology 94:241-249

– B –

- Bachelet G (1989) Recruitment in *Abra tenuis* (Montagu) (Bivalvia, Semelidae), a species with direct development and protracted meiobenthic phase. In: Ryland JS, Tyler PA (eds) Reproduction, Genetics and Distributions of Marine Organisms. Olsen & Olsen, Fredensborg, p 23-30
- Bai Y, Zhang T, Qiu T, Gao Y, Zhang X (2015) Nutrient effects of broodstocks on the larvae in *Patinopecten yessoensis*. Chinese Journal of Oceanology and Limnology 33:988-996
- Balseiro P, Moreira R, Chamorro R, Figueras A, Novoa B (2013) Immune responses during the larval stages of *Mytilus galloprovincialis*: metamorphosis alters immunocompetence, body shape and behavior. Fish & Shellfish Immunology 35:438-447

- Barbier EB, Koch EW, Silliman BR, Hacker SD, Wolanski E, Primavera JH, Granek E, Polasky S, Aswani S, Cramer LA, Stoms DM, Kennedy CJ, Bael D, Kappel CV, Perillo GM, Reed DJ (2008) Coastal ecosystem-based management with nonlinear ecological functions and values. *Science* 319:321-323
- Bardgett RD, van der Putten WH (2014) Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature* 515:505-511
- Barron C, Marba N, Terrados J, Kennedy H, Duarte CM (2004) Community metabolism and carbon budget along a gradient of seagrass (*Cymodocea nodosa*) colonization. *Limnology and Oceanography* 49:1642-1651
- Bassim S, Tanguy A, Genard B, Moraga D, Tremblay R (2014) Identification of *Mytilus edulis* genetic regulators during early development. *Gene* 551:65-78
- Bassim S, Chapman RW, Tanguy A, Moraga D, Tremblay R (2015) Predicting growth and mortality of bivalve larvae using gene expression and supervised machine learning. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics* 16:59-72
- Bayne BL (1964) Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* L. (Mollusca). *Journal of Animal Ecology* 33:513-523
- Bayne BL (1965) Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.). *Ophelia* 2:1-47
- Begon M, Harper JL, Townsend CR (1996) *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Science, Oxford, UK
- Bellec L, Grimsley N, Moreau H, Desdevises Y (2009) Phylogenetic analysis of new Prasinoviruses (Phycodnaviridae) that infect the green unicellular algae *Ostreococcus*, *Bathycoccus* and *Micromonas*. *Environmental Microbiology Reports* 1:114-123
- Belzile C, Brugel S, Nozais C, Gratton Y, Demers S (2008) Variations of the abundance and nucleic acid content of heterotrophic bacteria in Beaufort Shelf waters during winter and spring. *Journal of Marine Systems* 74:946-956
- Bergé JP, Barnathan G (2005) Fatty acids from lipids of marine organisms: molecular biodiversity, roles as biomarkers, biologically active compounds, and economical aspects. In: *Marine Biotechnology* Ulber IR, Le Gal Y ed.: Springer Berlin / Heidelberg. p. 49-125
- Berntsson KM, Jonsson PR, Wängberg SA, Carlsson AS (1997) Effects of broodstock diets on fatty acid composition, survival and growth rates in larvae of the European flat oyster, *Ostrea edulis*. *Aquaculture* 154:139-153
- Beukema JJ, de Vlas J (1989) Tidal-current transport of thread-drifting postlarval juveniles of the bivalve *Macoma balthica* from the Wadden Sea to the North Sea. *Marine Ecology Progress Series* 52:193-200
- Beukema JJ, Dekker R (2005) Decline of recruitment success in cockles and other bivalves in the Wadden Sea: possible role of climate change, predation on postlarvae and fisheries. *Marine Ecology Progress Series* 287:149-167
- Biddanda BA (1988) Microbial aggregation and degradation of phytoplankton-derived detritus in seawater II : Microbial metabolism. *Marine Ecology Progress Series* 42: 89-95
- Billerbeck M, Røy H, Bosselmann K, Huettel M (2007) Benthic photosynthesis in submerged Wadden Sea intertidal flats. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 71 (3–4), 704–716
- Blanchard M (1985) Bibliographical survey of some coastal species of plankton and benthic from English channel sea - Volume 3 - zoobenthic species, IFREMER, <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/3697/>

- Blanchard M (1997) Spread of the slipper limpet *Crepidula fornicata* (L. 1758) in Europe. Current state and consequences. *Scientia Marina* 61:109-118
- Bligh EG, Dyer WJ (1959) A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology* 37:911-917
- Bodineau L, Thoumelin G, Béghin V, Wartel M (1998) Tidal time-scale changes in the composition of particulate organic matter within the estuarine turbidity maximum zone in the macrotidal Seine Estuary, France: the use of fatty acid and sterol biomarkers. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 47:37-49
- Bodineau L, Thoumelin G, Wartel M (1999) Fluxes and seasonal changes in composition of organic matter in the English Channel. *Continental Shelf Research* 19:2101-2119
- Boldina I, Beninger PG, Le Coz M (2014) Effect of long-term mechanical perturbation on intertidal soft-bottom meiofaunal community spatial structure. *Journal of Sea Research* 85:85-91
- Borges AV, Delille B, Frankignoulle M (2005) Budgeting sinks and sources of CO₂ in the coastal ocean: diversity of ecosystem counts. *Geophysical Research Letters* 32:L14601
- Borja A, Muxika I, Rodríguez JG (2009) Paradigmatic responses of marine benthic communities to different anthropogenic pressures, using M-AMBI, within the European Water Framework Directive. *Marine Ecology* 30:214-227
- Borum J, Sand-Jensen K (1996) Is total primary production in shallow coastal marine waters stimulated by nitrogen loading? *Oikos* 76:406-410
- Bosence DWJ (1979) Live and dead faunas from coralline algal gravels, Co. Galway. *Palaeontology* 22:449-478
- Boström C, Baden S, Bockelmann AC, Dromph K, Fredriksen S, Gustafsson C, Krause Jensen D, Möller T, Nielsen SL, Olesen B, Olsen J, Pihl L, Rinde E (2014) Distribution, structure and function of Nordic eelgrass (*Zostera marina*) ecosystems: implications for coastal management and conservation. *Aquatic Conservation* 24:410-434
- Bouillon S, Gillikin DP, Connolly RM (2012) Use of stable isotopes to understand food webs and ecosystem functioning. *Treatise on Estuarine and Coastal Science* 7:143-173
- Bouma H, Duiker JMC, de Vries PP, Herman PMJ, Wolff WJ (2001) Spatial pattern of early recruitment of *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.) in relation to sediment dynamics on a highly dynamic intertidal sandflat. *Journal of Sea Research* 45:79-93
- Bouman HA, Ulloa O, Barlow R, Li WKW, Platt T, Zwirgmaier K, Scanlan DJ, Sathyendranath S (2011) Water-column stratification governs the community structure of subtropical marine picophytoplankton. *Environmental Microbiology Reports* 3: 473-482
- Bouvier T, del Giorgio PA, Gasol JM (2007) A comparative study of the cytometric characteristics of High and Low nucleic-acid bacterioplankton cells from different aquatic ecosystems. *Environmental Microbiology* 9:2050-2066
- Bownes SJ, McQuaid CD (2009) Mechanisms of habitat segregation between an invasive and an indigenous mussel: settlement, post-settlement mortality and recruitment. *Marine Biology* 156:991-1006
- Bremner J, Rogers SI, Frid CLJ (2003) Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches. *Marine Ecology Progress Series* 254:11-25
- Brink LA (2001) Mollusca : Bivalvia. In: Shanks AL (eds) An identification guide to the larval marine invertebrates of the Pacific Northwest. Oregon State University Press, Corvallis, USA

- Bruno JF, Bertness MD (2001) Habitat modification and facilitation in benthic marine communities. In: Bertness MD, Hay ME, Gaines SD (eds) Marine Community Ecology. Sinauer, Sunderland, MA, p 201-218
- Brussaard CP (2004) Viral Control of Phytoplankton Population - a Review. Journal of Eukaryotic Microbiology 51: 125-138
- Buchan A, Le Cleire GR, Gulvik CA, Gonzalez JM (2014) Master recyclers: features and functions of bacteria associated with phytoplankton blooms. Nature Reviews Microbiology 12:686-698
- Buchanan S, Babcock R (1997) Primary and secondary settlement by the Greenshell mussel *Perna canaliculus*. Journal of Shellfish Research 16:71-76
- Budge SM, Iverson SJ, Koopman HN (2006) Studying trophic ecology in marine ecosystems using fatty acids: A primer on analysis and interpretation. Marine Mammal Science 22:759-801
- Buitenhuis ET, Li WK, Vaultot D, Lomas MW, Landry M, Partensky F, Karl DM, Ulloa O, Campbell L, Jacquet S (2012) Picophytoplankton biomass distribution in the global ocean. Earth System Science Data Discussions 5:221-242
- Burgess R (2001) An improved protocol for separating meiofauna from sediments using colloidal silica sols. Marine Ecology Progress Series 214:161-165

– C –

- Cabanellas-Reboredo M, Deudero S, Blanco A (2009) Stable-isotope signatures (^{13}C and ^{15}N) of different tissues of *Pinna nobilis* Linnaeus, 1758 (Bivalvia): isotopic variations among tissues and between seasons. Journal of Molluscan Studies 75:343-349
- Cabioch L (1968) Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. Thèse de Doctorat d'Etat de l'Université de Paris VI, Station biologique de Roscoff, Cahiers de biologie marine, tome IX, cahier 5 suppl., France, pp 1-720
- Callaway R, Grenfell S, Bertelli C, Mendzil A, Moore J (2014) Size, distribution and discharge of prolific bivalves in small estuaries. Estuarine, Coastal and Shelf Science 150:262-270
- Carlier A, Riera P, Amouroux JM, Bodiou JY, Grémare A (2007) Benthic trophic network in the Bay of Banyuls-sur-Mer (northwest Mediterranean, France): an assessment based on stable carbon and nitrogen isotopes analysis. Estuarine, Coastal and Shelf Science 72:1-15
- Carvalho S, Constantino R, Pereira F, Ben-Hamadou R, Gaspar MB (2011) Relation between razor clam fishing intensity and potential changes in associated benthic communities. Journal of Shellfish Research 30:309-323
- Chicharo L, Chicharo M, Gaspar M, Regala J, Alves F (2002) Reburial time and indirect mortality of *Spisula solida* clams caused by dredging. Fisheries Research 59:247-257
- Chicharo L, Chicharo MA (2001) A juvenile recruitment prediction model for *Ruditapes decussatus* (L.) (Bivalvia : Mollusca). Fish Research 53:219-233
- Chu F, Lund ED, Podbesek JA (2008) Quantitative significance of n-3 essential fatty acid contribution by heterotrophic protists in marine pelagic food webs. Marine Ecology Progress Series. 354:85-95
- Ciutat A, Widdows J, Pope ND (2007) Effect of *Cerastoderma edule* density on near-bed hydrodynamics and stability of cohesive muddy sediments. Journal of Experimental Marine Biology 346:114-126.
- Clarke KR, Gorley RN (2006) PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK

- Climate Prediction Center (2015) <http://www.cpc.ncep.noaa.gov>. Page consulté le 16 octobre 2015
- Clos HG, Wakeham SG, Pearson A (2014) Lipid and ^{13}C signatures of submicron and suspended particulate organic matter in the Eastern Tropical North Pacific: Implications for the contribution of Bacteria. *Deep-Sea Research Part I : Oceanographic research papers* 85: 15–34
- Coffen-Smout SS, Rees EIS (1999) Burrowing behaviour and dispersion of cockles *Cerastoderma edule* L. following simulated fishing disturbance. *Fish Research* 40:65-72
- Collie JS, Hall SJ, Kaiser MJ, Poiner IR (2000) A quantitative analysis of fishing impacts on shelf-sea benthos. *Journal of Animal Ecology* 69:785-798
- Commuto JA, Celano EA, Celico HJ, Como S, Johnson CP (2005) Mussels matter: postlarval dispersal dynamics altered by a spatially complex ecosystem engineer. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 316:133-147
- Commuto JA, Currier CA, Kane LR, Reinsel KA, Ulm IM (1995) Dispersal dynamics of the bivalve *Gemma gemma* in a patchy environment. *Ecological Monographs* 65:1-20
- Connell JH (1978) Diversity of tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199:1304–1310
- Covich AP, Austen MC, Bärlocher F, Chauvet E, Cardinale BJ, Biles CL, Inchausti P, Dangles O, Solan M, Gessner MO, Statzner B, Moss B (2004) The role of biodiversity in the functioning of freshwater and marine benthic ecosystems. *Bioscience* 54:767–775
- Cranfield HI Allen RL (1977) Fertility and larval production in an unexploited population of oysters, *Ostrea lutaria* Hutton, from Foveaux Strait. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 11:239-253
- Cranford PJ, Hargrave BT, Doucette LI (2009) Benthic organic enrichment from suspended mussel (*Mytilus edulis*) culture in Prince Edward Island, Canada. *Aquaculture* 292:189-196
- Crawford CM, Macleod CKA, Mitchell IM (2003) Effects of shellfish farming on the benthic environment. *Aquaculture* 224:117-140
- Crawford DW (1992) Metabolic cost of motility in planktonic protist: Theoretical considerations on size scaling and swimming speed. *Microbial Ecology* 24:1-10
- Creutzberg F (1986) Distribution patterns of two bivalve species (*Nucula turgida*, *Tellina fabula*) along a frontal system in the Southern North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 20:305-311
- Cugier P, Struski C, Blanchard M, Mazurié J, Pouvreau S, Olivier F, Trigui JR, Thiébaud E (2010) Assessing the role of benthic filter feeders on phytoplankton production in a shellfish farming site: Mont Saint Michel Bay, France. *Journal of Marine Systems* 82:21-34
- Cushing DH (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations - An update of the match/mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology* 26:249-293

– D –

- Da Costa F, Ojea J, Nóvoa S, Martínez-Patiño D (2012) Effects of algal diets and starvation on growth, survival and fatty acid composition of *Solen marginatus* (Bivalvia: Solenidae) larvae. *Scientia Marina* 76:527-537
- Da Costa GF, Robert R, Quere C, Wikfors GH, Soudant P (2015). Essential Fatty Acid Assimilation and Synthesis in Larvae of the Bivalve *Crassostrea gigas*. *Lipids* 50:503-511

- Daily GC (1997) Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems. Island Press. Washington, USA, 412p
- Dalsgaard J, St John M, Kattner G, Müller-Navarra D, Hagen W (2003) Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Advances in Marine Biology* 46:225-340
- Dando PR, Southward AJ, Southward EC (1986) Chemoautotrophic symbionts in the gills of the bivalve mollusc *Lucinoma borealis* and the sediment chemistry of its habitat. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 227:227-247
- Davenport J, Chen X (1987) A comparison of methods for the assessment of condition in the mussel (*Mytilus edulis* L.). *Journal of Molluscan Studies* 53:293-297
- Davenport J, Smith R, Packer M (2000) Mussels *Mytilus edulis*: significant consumers and destroyers of mesozooplankton. *Marine Ecology Progress Series* 198:131-137
- Davies CE, Moss D, Hill MO (2004) EUNIS habitat classification (revised 2004). Report to European Environmental Agency and European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity
- De Blok JW, Tan-Maas M (1976) The dispersal of young postlarval *Mytilus*. *Nature* 267:558
- De Groot RS (1992) Functions of nature: evaluation of nature in environmental planning, management and decision making. Groningen: Wolters Noordhoff, 315p
- De Groot RS, Alkemade R, Braat L, Hein L, Willemen L (2010) Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making. *Ecological Complexity* 7:260-272
- De Groot RS, van der Perk J, Chiesura A, Marguliew S (2000) Ecological functions and socio-economic values of critical natural capital as a measure for ecological integrity and environmental health. In: Crabbe, P., Holland, A., Ryszkowski, L., Westra, L. (Eds.), *Implementing Ecological Integrity: Restoring Regional and Global Environmental and Human Health*. NATO-Science Series, IV. Earth and Environmental Sciences, vol. 1. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht/Boston/London, pp. 191–214
- De Groot RS, Wilson MA, Boumans RMJ (2002) A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics* 41:393-408
- De Montaudouin X (1997) Potential of bivalves' secondary settlement differs with species: A comparison between cockle (*Cerastoderma edule*) and clam (*Ruditapes philippinarum*) juvenile resuspension. *Marine Biology* 128:639-648
- De Montaudouin X, Bachelet G, Sauriau PG (2003) Secondary settlement of cockles *Cerastoderma edule* as a function of current velocity and substratum: a flume study with benthic juveniles. *Hydrobiologia* 503:103-116
- De Montaudouin X, Sauriau PG (1999) The proliferating Gastropoda *Crepidula fornicata* may stimulate macrozoobenthic diversity. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79:1069-1077
- De Troch, M., Houthoofd, L., Chepurinov, V, Ann Vanreusel (2006) Does sediment grain size affect diatom grazing by harpacticoid copepods? *Marine Environmental Research* 61:265–277
- Dekker R, Beukema JJ (1999) Relations of summer and winter temperatures with dynamics and growth of two bivalves, *Tellina tenuis* and *Abra tenuis*, on the northern edge of their intertidal distribution. *Journal of Sea Research* 42:207-220
- Delaunay F, Marty Y, Moal J, Samain JF (1993) The effect of monospecific algal diets on growth and fatty acid composition of *Pecten maximus* (L.) larvae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 173:163-179

- DeNiro MJ, Epstein S (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42:495-506
- Deudero S, Cabanellas M, Blanco A, Tejada S (2009) Stable isotope fractionation in the digestive gland, muscle and gills tissues of the marine mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 368:181-188
- Diaz RJ (1992) Ecosystem assessment using estuarine and marine benthic community structure. In: G.A Burton jr. (eds). *Sediment toxieity assessment*. Lewis Publishers inc., pp.67-84.
- Dickinson GH, Ivanina AV, Matoo OB, Pörtner HO, Lannig G, Bock C, Beniash E, Sokolova IM (2012) Interactive effects of salinity and elevated CO₂ levels on juvenile eastern oysters, *Crassostrea virginica*. *Journal of Experimental Biology* 215:29-43
- Djabali F, Yahiaoui M (1978) La praire (*Venus verrucosa* L.) en rade de Brest et en baie de Granville : biologie, production, exploitation. PhD Thesis, Université de Bretagne Occidentale
- Dörjes J, Michaelis H, Rhode B (1986) Long-term studies of macrozoobenthos in intertidal and shallow subtidal habitats near the island of Norderney (East Frisian coast, Germany). *Hydrobiologia* 142:217-232
- Douillet PA (1993a) Carbon contribution through bacterivory in larvae of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Marine Ecology Progress Series* 102:303-314
- Douillet PA (1993b) Bacterivory in Pacific oyster *Crassostrea gigas* larvae. *Marine Ecology Progress Series* 8:123-134
- Douillet PA (2000) Bacterial additives that consistently enhance rotifer growth under synxenic culture conditions. 1. Evaluation of commercial products and pure isolates. *Aquaculture* 182:249-260
- Dumbauld BR, Ruesink JL, Rumrill SS (2009) The ecological role of bivalve shellfish aquaculture in the estuarine environment: A review with application to oyster and clam culture in West Coast (USA) estuaries. *Aquaculture* 290:196-223
- Dunton KH, Goodall JL, Schonberg SV, Grebmeier JM, Maidment DR (2005) Multi-decadal synthesis of benthic–pelagic coupling in the western arctic: Role of cross-shelf advective processes. *Deep-Sea Research II* 52 :3462 – 3477

– E –

- Eckman JE, Nowell ARM, Jumars PA (1981) Sediment destabilization by animal tubes (burrows). *Journal of Marine Research* 39:361-374
- Eckman JE, Savidge WB, Gross TF (1990) Relationship between duration of cyprid attachment and drag forces associated with detachment of *Balanus amphitrite* cyprids. *Marine Biology* 107:111–118
- Ehrhold A, Blanchard M, Auffret JP, Garlan T (1998) Conséquences de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata*) sur l'évolution sédimentaire de la baie du Mont Saint-Michel. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 327:583-588
- Erlandsson J, Porri F, Mcquaid CD (2008) Ontogenetic changes in small-scale movement by recruits of an exploited mussel: implications for the fate of larvae settling on algae. *Marine Biology* 153:365-373

- Espinosa EP, Tanguy A, Le Panse S, Lallier F, Allam B, Boutet I (2013) Endosymbiotic bacteria in the bivalve *Loripes lacteus*: Localization, characterization and aspects of symbiont regulation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 448:327-336
- Evan Ward J, Shumway SE (2004) Separating the grain from the chaff: particle selection in suspension- and deposit-feeding bivalves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 300:83-130
- Eyre BD, Ferguson AJP, Webb A, Maher D, Oakes JM (2011) Metabolism of different benthic habitats and their contribution to the carbon budget of a shallow oligotrophic sub-tropical coastal system (southern Moreton Bay, Australia). *Biogeochemistry* 102:87-110

– F –

- Falcão M, Gaspar MB, Caetano M, Santos MN, Vale C (2003) Short-term environmental impact of clam dredging in coastal waters (south of Portugal): chemical disturbance and subsequent recovery of seabed. *Marine Environmental Research* 56:649-664
- Falhey TJ, Knapp AK (2007) *Principles and Standards for Measuring Primary Production*. Oxford University Press, Oxford, USA
- Falkowski PG (1994) The role of phytoplankton photosynthesis in global biogeochemical cycles. *Photosynthesis Research* 39:235-258
- Fiordelmondo C, Manini E, Gambi C, Pusceddu A (2003) Short-term impact of clam harvesting on sediment chemistry, benthic microbes and meiofauna in the Goro lagoon (Italy). *Chemistry and Ecology* 19:173-187
- Folk RL (1954) The Distinction between Grain Size and Mineral Composition in Sedimentary-Rock Nomenclature. *The Journal of Geology* 62:344-359
- Fortin J (1972) *Les sédiments et la dynamique sédimentaire dans l'archipel des Iles Chausey (Manche)*. Thèse de l'Université de Caen, 65p
- Fournier J, Desroy N, Ehrhold A, Autret E, Cordier C, Janson AL (2014) *Cartographie bio-sédimentaire des fonds subtidiaux de l'archipel de Chausey*. HEIMa Program final report. Dinard, FR
- Fréchette M, Butman CA, Geyer WR (1989) The importance of boundary-layer flows in supplying phytoplankton to the benthic suspension feeder, *Mytilus edulis*. *Limnology and Oceanography* 34:19-36
- Friedrichs M, Graf G, Springer B (2000) Skimming flow induced over a simulated polychaete tube lawn at low population densities. *Marine Ecology and Progress Series* 192:219-228
- Frontier S, Pichod-Viale D (1993) *Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution*. Coll.écologie 21. (2e ed.). Masson, Paris, 448 p
- Fry B (2006) *Stable isotope ecology*. Springer, Baton Rouge, USA

– G –

- Gailhard I, Gros P, Durbec JP, Beliaeff B, Belin C, Nezan E, Lassus P (2002) Variability patterns of microphytoplankton communities along the French coasts. *Marine ecology progress series* 242:39-50

- Gaillard B (2010) Gestion d'une espèce à haute valeur patrimoniale dans l'archipel des îles Chausey : rôles respectifs des contraintes environnementales et anthropiques dans la dynamique des populations de la praire *Venus verrucosa* (L., 1758). Rapport de Master 2^{ème} année, Université du Littoral Côte d'Opale
- Gallager SM, Waterbury JB, Stoecker DK (1994) Efficient grazing and utilization of the marine cyanobacterium *Synechococcus* sp. by larvae of the bivalve *Mercenaria mercenaria*. *Marine Biology* 119:251-259
- Galparsoro I, Borja A, Uyarra MC (2014) Mapping ecosystem services provided by benthic habitats in the European North Atlantic Ocean. *Frontiers in Marine Science* 1:23
- Garcia C (2010) Approche fonctionnelle des communautés benthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la Mer du Nord. PhD dissertation, Université De Lille Nord De France, Lille, France
- Gatenby CM, Parker BC, Neves RJ (1997) Growth and survival of juvenile rainbow mussels, *Villosa iris* (Lea, 1829) (Bivalvia : Unionidae), reared on algal diets and sediment. *American Malacological Bulletin* 14:57-66
- Giller P. 2004. Biodiversity effects on ecosystem functioning: Emerging issues and their experimental test in aquatic environments. *Oikos*. 104: 423-436.
- Glémarec M (1969) Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. Thèse de Doctorat d'Etat de l'Université de Paris VI, France, pp 1–167
- Gobler CJ, Hutchins DA, Fisher NS, Cosper EM, Sanudo-Wilhelmy SA (1997) Release and bioavailability of C, N, P, Se, and Fe following viral lysis of a marine chrysophyte. *Limnology and Oceanography* 42:1492-1504
- Godet L (2008) L'évaluation des besoins de conservation d'un patrimoine naturel littoral marin: l'exemple des estrans meubles de l'archipel de Chausey. PhD dissertation, Museum National Histoire Naturelle, Paris, France
- Godet L, Fournier J, Toupoint N, Olivier F (2009) Mapping and monitoring intertidal benthic habitats: a review of techniques and a proposal for a new visual methodology for the European coasts. *Progress in Physical Geography* 33: 378–402
- Godet L, Fournier J, Van Katwijk M, Olivier F, Retière C, Le Mao P (2008) Before and after wasting disease in common eelgrass *Zostera marina* along the French Atlantic coasts: a general overview and first accurate mapping. *Diseases of Aquatic Organisms* 79:249-255
- Godet L, Le Mao P, Grant C, Olivier F (2010) Marine invertebrate fauna of the Chausey archipelago: an annotated checklist of historical data from 1828 to 2008. *Cahiers de Biologie Marine* 51:147-165
- Goering J, Alexander V, Haubenstock N (1990) Seasonal variability of stable carbon and nitrogen isotope ratios of organisms in a North Pacific Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 30:239-260
- Golléty C, Riera P, Davoult D (2010) Complexity of the food web structure of the *Ascomyllum nodosum* zone evidenced by a $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ study. *Journal of Sea Research* 64:304-312
- González-Ortiz V, Egea LG, Jiménez-Ramos R, Moreno-Marín F, Pérez-Llorens JL, Bouma TJ, Brun FG (2014) Interactions between seagrass complexity, hydrodynamic flow and biomixing alter food availability for associated filter-feeding organisms. *PLoS One* 9:e1949
- Gosling E (2003) Bivalve Molluscs. Biology, Ecology and Culture. Blackwell Science, Oxford, UK
- Gosselin LA, Qian PY (2000) Can bacterivory sustain survival and growth in early juveniles of the bryozoan *Bugula neritina*, the polychaete *Hydroides elegans*, and the barnacle *Balanus amphitrite*? *Marine Ecology Progress Series* 192:163-172

- Graeve M, Kattner G, Hagen W (1994) Diet induced changes in the fatty acid composition of Arctic herbivorous copepods: evidence of trophic markers. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 182:97-110
- Grall J, le Loch F, Guyonnet B, Riera P (2006) Community structure and food web based on stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) analysis of a North Eastern Atlantic maerl bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 338:1-15
- Grant C, Archambault P, Olivier F, McKindsey CW (2012) Influence of “bouchot” mussel culture on the benthic environment in a dynamic intertidal system. *Aquaculture Environment Interactions* 2:117-131
- Grant MN, Meritt DW, Kimmel DG (2013) Chemical induction of settlement behavior in larvae of the eastern oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Aquaculture* 402–403:84–91
- Grantham BA, Eckert GL, Shanks AL (2003) Dispersal potential of marine invertebrates in diverse habitats. *Ecological Applications* 13:S108-S116
- Grebmeier JM, Barry JP (1991) The influence of oceanographic processes on pelagic-benthic coupling in polar regions: A benthic perspective. *Journal of Marine Systems* 2:495-518
- Grethe RH, Erik ES (1996) Marine Diatoms. In: Carmelo RT, Grethe RH, Erik ES, Karen AS, Karl T (eds) *Identifying Marine Diatoms and Dinoflagellates*. Academic Press, San Diego, USA
- Griffiths J, Dethier MN, Newsom A, Byers JE, Meyer JJ, Oyarzun F, Lenihan H (2006) Invertebrate community responses to recreational clam digging. *Marine Biology* 149:1489-1497
- Grime JP (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242:244–247
- Gros O, Frenkiel L, Moueza M (1997) Embryonic, larval, and post-larval development in the symbiotic clam *Codakia orbicularis* (Bivalvia: Lucinidae). *Invertebrate Biology* 116:86-101
- Guarini J-M, Blanchard GF, Gros PH, Goulean D, Bacher C (2000a) Dynamic model of the short-term variability of microphytobenthic biomass on temperate intertidal mudflats. *Marine Ecology Progress Series* 195:291-303
- Guest MA, Hirst AJ, Nichols PD, Frusher SD (2010) Multi-scale spatial variation in stable isotope and fatty acid profiles amongst temperate reef species: implications for design and interpretation of trophic studies. *Marine Ecology Progress Series* 410:25-41
- Guiselin N (2010) Etude de la dynamique des communautés phytoplanctoniques par microscopie et cytométrie en flux, en eaux côtières de la Manche orientale. PhD dissertation, Université Du Littoral-Côte D’opale, Calais, France
- Günther CP (1992) Dispersal of intertidal invertebrates: a strategy to react to disturbances of different scales? *Netherlands Journal of Sea Research* 30:45-56
- Gurr MI, Harwood JL, Frayn KN (2002) *Lipid Biochemistry: An Introduction*. 5th Edition. Blackwell Science Ltd, Oxford, UK
- Guzmán HM, Jara Valido A, Duarte LC, Presmanes KF (2009) Estimate by means of flow cytometry of variation in composition of fatty acids from *Tetraselmis suecica* in response to culture conditions. *Aquaculture International* 18:189-199

– H –

- Hadfield MG (2011) Biofilms and Marine Invertebrate Larvae: What Bacteria Produce That Larvae Use to Choose Settlement Sites. *Annual Review of Marine Science* 3:453-470

- Hadfield MG, Paul VJ (2001) Natural chemical cues for settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. In: McClintock JB, Baker BJ (eds) Marine chemical ecology. CRC Press, Boca Raton, p 431–461
- Haines-Young RH, Potschin MP (2010) The links between biodiversity, ecosystem services and human well-being. In: Raffaelli DG, Frid CLJ (eds) Ecosystem Ecology: A New Synthesis. Cambridge University Press, Cambridge, p 110-139
- Hakenkamp CC, Palmer MA (1999) Introduced bivalves in freshwater ecosystems: the impact of Corbicula on organic matter cycling in a sandy stream. *Oecologia* 119:445-451
- Hall SJ (1994) Physical disturbance and marine benthic communities: life in unconsolidated sediments. *Oceanography and Marine Biology* 32:179-239
- Harii S, Nadaoka K, Yamamoto M, Iwao K (2007) Temporal changes in settlement, lipid content and lipid composition of larvae of the spawning hermatypic coral *Acropora tenuis*. *Marine Ecology Progress Series* 346:89-96
- Hartstein ND, Rowden AA (2004) Effect of biodeposits from mussel culture on macroinvertebrate assemblages at sites of different hydrodynamic regime. *Marine Environmental Research* 57:339-357
- Hayward PJ, Rylan JS (1995) Handbook of the Marine Fauna of North-West Europe. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom
- Henson SA, Robinson I, Allen JT, Waniek JJ (2006) Effect of meteorological conditions on interannual variability in timing and magnitude of the spring bloom in the Irminger Basin, North Atlantic. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 53:1601-1615
- Hiddink JG (2003) Modelling the adaptive value of intertidal migration and nursery use in the bivalve *Macoma balthica*. *Marine Ecology Progress Series* 252:173-185
- Holland D (1978) Lipid reserves and energy metabolism in the larvae of benthic marine invertebrates. In: Malins DC (eds) Biochemical and Biophysical Perspectives in Marine Biology. Academic Press, Seattle, WA, USA
- Holme NA (1966) The bottom fauna of the English Channel. Part II. *Journal of the Marine and Biological Association of the United Kingdom* 46:401–493
- Holmer M, Black K, Duarte CM, Marbà N, Karakassis I (2008) Aquaculture in the ecosystem. Springer-Verlag, New York, USA
- Holmes SP, Dekker R, Williams ID (2004) Population dynamics and genetic differentiation in the bivalve mollusc *Abra tenuis*: aplanic dispersal. *Marine Ecology Progress Series* 268:131-140
- Hughes BB, Levey MB, Fountain MC, Carlisle AB, Chavez FP, Gleason MG (2015) Climate mediates hypoxic stress on fish diversity and nursery function at the land-sea interface. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112:8025-8030
- Hughes TG (1973) Deposit feeding in *Abra tenuis* (Bivalvia: tellinacea). *Journal of Zoology* 171:499-512
- Hunt HL (2004) Transport of juvenile clams: effects of species and sediment grain size. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 312:271-284
- Hunt HL, Maltais MJ, Fugate DC, Chant RJ (2007) Spatial and temporal variability in juvenile bivalve dispersal: effects of sediment transport and flow regime. *Marine Ecology Progress Series* 352:145-159
- Hunt HL, Scheibling RE (1997) Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 155:269-301

– I –

Irigoién X, Harris RP, Head RN, Harbour D (2000) North Atlantic Oscillation and spring bloom phytoplankton composition in the English Channel. *Journal of Plankton Research* 22:2367-2371

– J –

Jackson CM, Kamenos NA, Moore PG, Young M (2004) Meiofaunal bivalves in maerl and other substrata; their diversity and community structure. *Ophelia* 58:48-60

Jax K (2005) Function and “functioning” in ecology: what does it mean? *Oikos* 111:641-648

Jegou AM, Crézé JY (1977) Parcs et réserves en milieu marin - Iles Chausey. IFREMER Ministère de la Culture de l'Environnement

Jennings S, Kaiser MJ (1998) The effects of fishing on marine ecosystems. In: Blaxter JHS, Southward AJ, Tyler PA (eds) *Advances in Marine Biology*, Vol. 34. Academic Press Ltd-Elsevier Science Ltd, London, p 201-352

Jesus B, Brotas V, Ribeiro L, Mendes CR, Cartaxana P, Paterson DM (2009) Adaptations of microphytobenthos assemblages to sediment type and tidal position *Continental Shelf Research* 29:1624–1634

Johnson ZI, Matiny AC (2015) Techniques for Quantifying Phytoplankton Biodiversity. *Annual review of marine sciences* 7:299-324

Joint IR, Owens N, Pomroy AJ (1986) Seasonal production of photosynthetic picoplankton and nanoplankton in the Celtic Sea. *Marine Ecology Progress Series* 28:1-258

Jolivet A, Tremblay R, Olivier F, Gervaise C, Sonier R, Genard B, Chauvaud L (soumis) Validation of trophic and anthropic underwater noise as settlement trigger in blue mussels.

Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386

Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1997) Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78:1946-1957

Jonin M (1973) Les différents types granitiques de la Manciella et l'unité du batholite mançais (Massif armoricain). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 277:281-284

Jumars PA, Nowell ARM (1984) Fluid and sediment dynamic effects on marine benthic community structure. *Integrative and Comparative Biology* 24:45-55

– K –

Kack DJ, Ward JE (2008) The role of marine aggregates in the ingestion of picoplankton-size particles by suspension-feeding molluscs. *Marine Biology* 153:797-805

Kaiser MJ, Broad G, Hall SJ (2001) Disturbance of intertidal soft-sediment benthic communities by cockle hand raking. *Journal of Sea Research* 45:119-130

Kamermans P (1994) Similarity in food source and timing of feeding in deposit- and suspension-feeding bivalves. *Marine Ecology Progress Series* 104:63-75

- Kamermans P, Brummelhuis E, Dedert M (2013) Effect of algae and silt concentration on clearance and growth rate of the razor clam *Ensis directus*, Conrad. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 446:102–109
- Karleskint G, Turner RL, Small JW (2010) Introduction to marine biology. Brooks/Cole Cengage Learning, Australia
- Karlson RH, Hurd LE (1993) Disturbances, coral reef communities, and changing ecological paradigms. Coral Reefs 12:117-125
- Karp-Boss LE, Boss E, Jumars PA (1996) Nutrient fluxes to planktonic osmotrophs in the presence of fluid motion. Oceanography and Marine Biology Annual Review 34:71-107
- Katsanevakis S, Wallentinus I, Zenetos A, Leppäkoski E, Çinar ME, Öztürk B, Grabowski M, Golani D, Cardoso AC (2014) Impacts of marine invasive alien species on ecosystem services and biodiversity: a pan-European review. Aquatic Invasions 9:391-423
- Kelly JR, Scheibling RE (2012) Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs. Marine Ecology Progress Series 446:1-22
- Kostylev VE, Todd BJ, Fader GBJ, Courtney RC, Cameron GDM, Pickrill RA (2001) Benthic habitat mapping on the Scotian Shelf based on multibeam bathymetry, surficial geology and sea floor photographs. Marine Ecology Progress Series 219:121-137

– L –

- Lagadeuc Y (1992) Transport larvaire en Manche. Exemple de *Pectinaria koreni* (Malmgren), annélide polychète, en baie de Seine. Oceanologica Acta 15:383-395
- Laing I, Millican PF (1986) Relative growth and growth efficiency of *Ostrea edulis* L. spat fed various algal diets. Aquaculture 54:245-262
- Landry MR, Barber RT, Bidigare RR et al. (1997) Iron and grazing constraints on primary production in the central equatorial pacific: an EqPac synthesis. Limnology and Oceanography 42:405-418
- Lane DJW, Beaumont AR, Hunter JR (1985) Byssus drifting and the drifting threads of the young post-larval mussel *Mytilus edulis*. Marine Biology 84:301-308
- Larocque I, Muzumder A, Prouix M, Lean DRS, Pick FR (1996) Sedimentation of algae: Relationships with biomass and size distribution. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53:1133-1142
- Larsonneur C, Bouysse P, Aufret JP (1982) The superficial sediments of the English Channel and its Western Approaches. Sedimentology 29:851-864
- Launey S, Ledu C, Boudry P, Bonhomme F, Naciri-Graven Y (2002) Geographic structure in the European flat oyster (*Ostrea edulis* L.) as revealed by microsatellite polymorphism. Journal of Heredity 93:40-47
- Laurila-Pant M, Lehtikoinen A, Uusitalo L, Venesjärvi R (2015) How to value biodiversity in environmental management. Ecological Indicators 55:1–11
- Le Berre S, Brigand L (2011) La pêche à pied dans l'archipel de Chausey (France): contribution à une analyse des politiques de gestion durable de l'estran à travers la prise en compte des activités récréatives. In: Tagliani F (ed) Insularité et développement durable. IRD, Coll. Objectifs Sud, Brest, p 149-167

- Le Pennec M (1978) Génèse de la coquille larvaire et postlarvaire chez divers bivalves marins. PhD dissertation, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France
- Le Pennec M, Beninger PG (2000) Reproductive characteristics and strategies of reducing-system bivalves. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 126:1-16
- Lee RF, Hagen W, Kattner G (2006) Lipid storage in marine zooplankton. *Marine Ecology Progress Series* 307:273-306
- Lee RF, Patton JS (1989) Alcohol and waxes. In: Ackman RG (eds) *Marine biogenic lipids, fats, and oils*, CRC Press, Boca Raton, USA
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical ecology*. Elsevier Science, Amsterdam, NL
- Lehane C, Davenport J (2006) A 15-month study of zooplankton ingestion by farmed mussels (*Mytilus edulis*) in Bantry Bay, Southwest Ireland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 67:645-652
- Leitao FMS, Gaspar MB (2007) Immediate effect of intertidal non-mechanised cockle harvesting on macrobenthic communities: a comparative study. *Scientia Marina* 71:723-733
- LePennec M, Herry A, Johnson M, Beninger P (1995) Nutrition-gametogenesis relationship in the endosymbiont host bivalve *Loripes lucinalis* (Lucinidae) from reducing coastal habitats. In: Eleftheriou A, Ansell AD, Smith CJ (eds) *Biology and Ecology of Shallow Coastal Waters*. Olsen & Olsen, Copenhagen, p 139-142
- Leroy F, Meziane T, Riera P, Comtet T (2013) Seasonal Variations in Maternal Provisioning of *Crepidula fornicata* (Gastropoda): Fatty Acid Composition of Females, Embryos and Larvae. *PLoS ONE* 8:e75316
- Leroy F, Riera P, Jeanthon C, Edmond F, Leroux C, Comtet T (2012) Importance of bacterivory and preferential selection toward diatoms in larvae of *Crepidula fornicata* (L.) assessed by a dual stable isotope (^{13}C , ^{15}N) labeling approach. *Journal of Sea Research* 70:23-31
- Leu E, Falk-Petersen S, Kwaśniewski S, Wulff A, Edvardsen K, Hessen DO (2006) Fatty acid dynamics during the spring bloom in a High Arctic fjord : importance of abiotic factors versus community changes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63:2760-2779
- Levin LA (2006) Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integrative and Comparative Biology* 46:282-297
- Levoy F, Anthony EJ, Monfort O, Larssonneur C (2000) The morphodynamics of megatidal beaches in Normandy, France. *Marine Geology* 171:39-59
- Li WKW (1994) Primary production of prochlorophytes, cyanobacteria, and eucaryotic ultraphytoplankton: measurements from flow cytometric sorting. *Limnology and Oceanography* 39:169-175
- Li YF, Guo XP, Yang JL, Liang X, Bao WY, Shen PJ, Shi ZY, Li JL (2014) Effects of bacterial biofilms on settlement of plantigrades of the mussel *Mytilus coruscus*. *Aquaculture* 433:434-441
- Lindsay SM (2012) Dispersal of Marine Organisms and the Grand Challenges in Biology: An Introduction to the Symposium. *Integrative and Comparative Biology* 52:443-446
- Liquete C, Piroddi C, Drakou EG, Gurney L, Katsanevakis S, Charef A, Egoh B (2013) Current status and future prospects for the assessment of marine and coastal ecosystem services: a systematic review. *PLoS ONE* 8:e67737
- Livingston BE (1903) The distribution of the upland societies of Kent County, Michigan. *Botanical Gazette* 35: 36-55
- Lodish H, Berk A, Matsudaira P, Kaiser CA, Krieger M, Scott MP, Zipursky SL, Darnell J (2005) *Biologie moléculaire de la cellule*. De Boeck Université, Bruxelles, BE

- Lønborg C, Middelboe M, Brussaard CPD (2013a) Viral lysis of *Micromonas pusilla*: impacts on dissolved organic matter production and composition. *Biogeochemistry* 116:231-240
- Longnecker K, Sherr BF, Sherr EB (2005) Activity and phylogenetic diversity of bacterial cells with high and low nucleic acid content and electron transport system activity in an upwelling ecosystem. *Applied and Environmental Microbiology* 71:7737-3349
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P (2002) Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. Oxford (United Kingdom): Oxford University Press, 308p
- Lorrain A, Paulet YM, Chauvaud L, Savoye N, Donval A, Saout C (2002) Differential $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures among scallop tissues: implications for ecology and physiology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 275:47-61
- Lucas A, Chebab-Chalabi L, Aldana Aranda D (1986) Passage de l'endotrophie à l'exotrophie chez les larves de *Mytilus edulis*. *Oceanologica Acta*. 9:97-103
- Lucas CH, Widdows J, Brinsley MD, Salkeld PN, Herman PMJ (2000) Benthic-pelagic exchange of microalgae at a tidal flat. 1. Pigment analysis. *Marine Ecology Progress Series* 196:59-73

– M –

- MacKenzie CL, Pikanowski R (2004) Gear effects on marine habitats: Harvesting northern quahogs in a shallow sandy bed at two levels of intensity with a short rake. *North American Journal of Fisheries Management* 24:1221-1227
- Malone TC, Malej A, Harding LW, Smolaka N, Turner RE (1999) Ecosystems at the Land-Sea Margin: Drainage Basin to Coastal Sea. American Geophysical Union, 381 pages.
- Mann KH (1982). *Ecology of Coastal Waters: A System Approach*. Oxford: Blackwell Science
- Marañón E (2015) Cell size as a key determinant of phytoplankton metabolism and community structure. *Annual Review of Marine Science* 7:241-264
- Marie D, Shi XL, Rigaut-Jalabert F, Vaultot D (2010) Use of flow cytometric sorting to better assess the diversity of small photosynthetic eukaryotes in the English Channel. *FEMS Microbiology Ecology* 72:165-178
- Marie D, Simon N, Vaultot D (2005) Phytoplankton cell counting by flow cytometry. In: Andersen RA (ed) *Algal Culturing Techniques*. National Center for Culture of Marine Phytoplankton, West Boothbay Harbor, USA
- Martel L, Tremblay R, Toupoint N, Olivier F, Myrand B (2014) Veliger Size at Metamorphosis and Temporal Variability in Prodissoconch II Morphometry in the Blue Mussel (*Mytilus edulis*): Potential Impact on Recruitment. *Journal of Shellfish Research* 33:443-455
- Martin S, Clavier J, Guarini JM, Chauvaud L, Hily C, Thouzeau G, Grall J, Jean F, Richard J (2005) Comparison of *Zostera marina* and maerl community metabolism. *Aquatic Botany* 83:161-174
- Masquelier S, Foulon E, Jouenne F, Ferréol M, Brussaard CPD, Vaultot D (2011) Distribution of eukaryotic plankton in the English Channel and the North Sea in summer. *Journal of Sea Research* 66:111-122
- Matias D, Ben-Hamadou R, Joaquim S, Matias AM, Sobral P, Leitao A (2015) The influence of different microalgal diets on European clam (*Ruditapes decussatus*, Linnaeus, 1758) larvae culture performances. *Aquaculture Research* 46:2527-2543

- Mayer JA, Taylor F (1979) A virus which lyses the marine nanoflagellate *Micromonas pusilla*. *Nature* 281:299-301
- Mayzaud P, Chanut JP, Ackman RG (1989) Seasonal changes of the biochemical composition of marine particulate matter with special reference to fatty acids and sterols. *Marine Ecology Progress Series* 56:189-204
- McCoy SJ, Kamenos NA (2015) Coralline algae (rhodophyta) in a changing world: integrating ecological, physiological, and geochemical responses to global change. *Journal of Phycology* 51:6-24
- McCutchan JH, Lewis WM, Kendall C, McGrath CC (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102:378-390
- McKenzie CL, Burrell VG, Rosefield A, Hobart WL (1997) The history, present condition, and future of the molluscan fisheries of north and central America and Europe. NOAA Technical Report 129. Washington, DC
- McKindsey CW, Archambault P, Callier MD, Olivier F (2011) Influence of suspended and off-bottom mussel culture on the sea bottom and benthic habitats: a review. *Canadian Journal of Zoology* 89:622-646
- McLaughlin E, Portig A, Johnson MP (2007) Can traditional harvesting methods for cockles be accommodated in a Special Area of Conservation? *ICES Journal of Marine Science* 64:309-317
- McLusky DS, Hull SC, Elliott M (1993) Variations in the intertidal and subtidal macrofauna and sediments along a salinity gradient in the upper Forth estuary. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 27:101-109
- Méléder V, Rincé Y, Barillé L, Gaudin P (2007) Rosa Spatiotemporal changes in microphytobenthos assemblages in a macrotidal flat (Bourgneuf Bay, France) *Journal of Phycology* 43:1177–1190
- Menet-Nedelec F, Ropert M, Etourneau C, Riou P, Fontaine B, Francoise S, Jacqueline F, Maheux F, Pierre-Duplessix O, Rabiller E, Simon B, Lesaulnier N (2013) Réseau Hydrologique Littoral Normand (RHLN) – Année 2011. <http://dx.doi.org/10.13155/28420>
- Menge BA, Sutherland JP (1987) Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *The American Naturalist* 135:730-757
- MétéoFrance (2015). www.meteofrance.fr/climat-passe-et-futur/bilans-climatiques/. Page consulté le 15 octobre 2015
- Meziane T, Bodineau L, Retiere C, Thoumelin G (1997) The use of lipid markers to define sources of organic matter in sediment and food web of the intertidal salt-marsh-flat ecosystem of Mont-Saint-Michel Bay, France. *Journal of Sea Research* 38:47-58
- Meziane T, d'Agata F, Lee SY (2006) Fate of mangrove organic matter along a subtropical estuary: small-scale exportation and contribution to the food of crab communities. *Marine Ecology Progress Series* 312:15-27
- Meziane, T, Bodineau L, Retiere C, Thoumelin G (1997) The use of lipid markers to define sources of organic matter in sediment and food web of the intertidal salt-marsh-flat ecosystem of Mont-Saint-Michel Bay, France. *Journal of Sea Research* 38:47-58
- Michaud E, Desrosiers G, Mermillod-Blondin F, Sundby B, Stora G (2006) The functional group approach to bioturbation: II. The effects of the *Macoma balthica* community on fluxes of nutrients and dissolved organic carbon across the sediment–water interface. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 337:178-189

- Michener RH, Kaufman L (2007) Stable Isotope Ratios as Tracers in Marine Food Webs. In: Michener R and K. Lajtha K (eds), *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*, Second Edition, Blackwell Publishing Ltd, Oxford, United Kingdom, doi: 10.1002/9780470691854.ch9
- Mistri M, Cason E, Munari C, Rossi R (2004) Disturbance of a soft-sediment meiobenthic community by clam hand raking. *Italian Journal of Zoology* 71:131-133
- Morgan E, O'Riordan RM, Culloty SC (2013) Climate change impacts on potential recruitment in an ecosystem engineer. *Ecology and Evolution* 3:581-594
- Munari C, Balasso E, Rossi R, Mistri M (2006) A comparison of the effect of different types of clam rakes on non-target, subtidal benthic fauna. *Italian Journal of Zoology* 73:75-82

– N –

- Nerot C, Lorrain A, Grall J, Gillikin DP, Munaron JM, Le Bris H, Paulet YM (2012) Stable isotope variations in benthic filter feeders across a large depth gradient on the continental shelf. *Estuarine, Coast Shelf Science* 96:228-235
- Nevejan N, Saez I, Gajardo G, Sorgeloos P (2003) Supplementation of EPA and DHA emulsions to a *Dunaliella tertiolecta* diet: effect on growth and lipid composition of scallop larvae, *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819). *Aquaculture* 217:613-632
- Newell CR, Campbell DE, Gallagher SM (1998) Development of the mussel aquaculture lease site model MUSMOD©: a field program to calibrate model formulations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 219:143-169
- Newell CR, Short F, Hoven H, Healey L, Panchang V, Cheng G (2010) The dispersal dynamics of juvenile plantigrade mussels (*Mytilus edulis* L.) from eelgrass (*Zostera marina*) meadows in Maine, U.S.A. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 394:45-52
- Newell CR, Wildish DJ, MacDonald BA (2001) The effects of velocity and seston concentration on the exhalant siphon area, valve gape and filtration rate of the mussel *Mytilus edulis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 262:91-111
- Newell RI (2004) Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: a review. *Journal of Shellfish Research* 23:51-62
- Newell RI, Cornwell JC, Owens MS (2002) Influence of simulated bivalve biodeposition and microphytobenthos on sediment nitrogen dynamics: A laboratory study. *Limnology Oceanography* 47:1367-1379
- Newell RIE (2004) Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: A review. *Journal of Shellfish Research* 23:51-61
- Nicolas D, Le Loc'h F, Desauay Y, Hamon D, Blanchet A, Le Pape O (2007) Relationships between benthic macrofauna and habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Vilaine estuary (Bay of Biscay, France) nursery ground. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73:3-4
- Nixon SW (1995) Coastal eutrophication: a definition, social cause and future concerns. *Ophelia* 41:199-220
- Norkko A, Cummings VJ, Thrush SF, Hewitt JE, Hume T (2001) Local dispersal of juvenile bivalves: implications for sandflat ecology. *Marine Ecology Progress Series* 212:131-144

- Not F, Latasa M, Marie D, Cariou T, Vaultot D, Simon N (2004) A Single Species, *Micromonas pusilla* (Prasinophyceae), Dominates the Eukaryotic Picoplankton in the Western English Channel. *Applied and Environmental Microbiology* 70:4064-4072
- Nott PL (1980) Reproduction in *Abra alba* (Wood) and *Abra tenuis* (Montagu) (Tellinacea, Scrobiculariidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 60:465-479
- Nowell ARM, Jumars PA (1984) Flow environments of aquatic benthos. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:303-328

– O –

- Ó Foighil D, Kingzett B, Ó Foighil G, Bourne N (1990) Growth and survival of juvenile Japanese scallops, *Patinopecten yessoensis*, in nursery culture. *Journal of Shellfish Research*. 9:135-144
- Odum EP (1953) *Fundamentals of ecology*. W. B. Saunders, Philadelphia, Pennsylvania, USA
- Olafsson EB, Peterson CH, Ambrose WG (1994) Does recruitment limitation structure populations and communities of macroinvertebrates in marine soft-sediments: the relative significance of presettlement and postsettlement processes. *Oceanography and Marine Biology* 32:65-109
- Olivier F, Retière C (1998) The role of physical-biological coupling in the benthic boundary layer under megatidal conditions: the case of the dominant species of the *Abra alba* community in the eastern
- Olivier F, Tremblay R, Bourget E, Rittschof D (2000) Barnacle settlement: field experiments on the influence of larval supply, tidal level, biofilm quality and age on *Balanus amphitrite* cyprids. *Marine Ecology Progress Series* 199:185–204
- Olivier F, Vallet C, Dauvin J-C, Retière C (1996) Drifting in post-larvae and juveniles in an *Abra alba* (Wood) community of the eastern part of the Bay of Seine (English Channel). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 199:89-109
- Olson RR, Olson MH (1989) Food limitation of planktotrophic marine invertebrate larvae: Does it control recruitment success. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:225-247
- Orvain F, Guizien K, Lefebvre S, Bréret M, Dupuy C (2014) Relevance of macrozoobenthic grazers to understand the dynamic behaviour of sediment erodibility and microphytobenthos resuspension in sunny summer conditions. *Journal of Sea Research* 92:46-55
- Orvain F, Sauriau P, Bacher C, Prineau M (2006) The influence of sediment cohesiveness on bioturbation effects due to *Hydrobia ulvae* on the initial erosion of intertidal sediments: A study combining flume and model approaches. *Journal of Sea Research* 55: 54–73
- Oviedo A, Ziveri P, Alvarez M, Tanhua T (2014) Is coccolithophore distribution in the Mediterranean Sea related to seawater carbonate chemistry? *Ocean Science Discussion* 11:613-653

– P –

- Paerl HW (1997) Coastal eutrophication and 'new' nitrogen and other nutrient sources. *Limnology and Oceanography* 42:1154-1165

- Palmer MA, Allan JD, Butman CA (1996) Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine and stream benthic invertebrates. *Trends in Ecology and Evolution* 11:322-326
- Paterson DM, Hagerthey SE (2001) Microphytobenthos in contrasting coastal ecosystems: biology and dynamics. In: Reise, K. (eds) *Ecological Comparisons of Sedimentary Shores*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 105–25
- Passarelli C, Olivier F, Paterson D, Meziane T, Hubas C (2014) Organisms as cooperative ecosystem engineers in intertidal flats. *Journal of Sea Research* 92:92-101
- Passarelli C, Olivier F, Paterson DM, Hubas C (2013) Impacts of biogenic structures on benthic assemblages: microbes, meiofauna, macrofauna and related ecosystem functions. *Marine Ecology Progress Series* 465:85-97
- Pawlik JR (1992) Chemical Ecology of the Settlement of Benthic Marine Invertebrates. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 30:273-335
- Pawlik JR, Butman CA, Starczak VR (1991) Hydrodynamic facilitation of gregarious settlement of a reef-building tube worm. *Science* 251:421-424
- Pechenik JA (1990) Delayed metamorphosis by larvae of benthic marine invertebrates. Does it occur? Is there a price to pay? *Ophelia* 32:63-94.
- Pechenik JA (1999) On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Marine Ecology Progress Series* 177:269-297
- Pechenik JA (2006) Larval experience and latent effects - metamorphosis is not a new beginning. *Integrative and Comparative Biology* 46:323-333
- Pechenik JA, Estrella MS, Hammer K (1996a) Food limitation stimulates metamorphosis of competent larvae and alters postmetamorphic growth rate in the marine prosobranch gastropod *Crepidula fornicata*. *Marine Biology* 127:267-275
- Pechenik JA, Hammer K, Weise C (1996b) The effect of starvation on acquisition of competence and post-metamorphic performance in the marine prosobranch gastropod *Crepidula fornicata* (L). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 199:137-152
- Pedersen TM, Hansen JLS, Josefson AB, Hansen BW (2008) Mortality through ontogeny of soft-bottom marine invertebrates with planktonic larvae. *Journal of Marine Systems* 73:185-207
- Perez V, Olivier F, Tremblay R, Neumeier U, Thebault J, Chauvaud L, Meziane T (2013) Trophic resources of the bivalve, *Venus verrucosa*, in the Chausey archipelago (Normandy, France) determined by stable isotopes and fatty acids. *Aquatic Living Resources* 26:229-239
- Pernet F, Tremblay R, Bourget E (2003) Settlement success, spatial pattern and behavior of mussel larvae *Mytilus* spp. in experimental "downwelling" system of varying velocity and turbulence. *Marine Ecology Progress Series* 260:125-140
- Pernet F, Tremblay R (2004) Effect of varying levels of dietary essential fatty acid during early ontogeny of the sea scallop *Placopecten magellanicus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 310:73-86
- Peterson BJ, Fry B (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual review of ecology and systematics* 293-320
- Peterson CH (1977) The paleoecological significance of undetected short-term temporal variability. *Journal of Paleontology* 51:976-981
- Pickett STA, White PS (1985) Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In: Pickett STA, White PS (eds) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando, p 3-13

- Piepenburg D (2005) Recent research on Arctic benthos: common notions need to be revised. *Polar Biology* 28:733-755
- Piersma T, Koolhaas A, Dekinga A, Beukema JJ, Dekker R, Essink K (2001) Long-term indirect effects of mechanical cockle-dredging on intertidal bivalve stocks in the Wadden Sea. *Journal of Applied Ecology* 38:976-990
- Pilditch CA, Valanko S, Norkko J, Norkko A (2015) Post-settlement dispersal: the neglected link in maintenance of soft-sediment biodiversity. *Biology Letters* 11:20140795
- Pineda J, Hare JA, Sponaugle S (2007) Larval dispersal and transport in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography* 20:22-39
- Pineda J, Reynolds NB, Starczak VR (2009) Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. *Population Ecology* 51:17-32
- Piot A, Nozais C, Archambault P (2014) Meiofauna affect the macrobenthic biodiversity-ecosystem functioning relationship. *Oikos* 123:203-213
- Pittera J, Humily F, Thorel M, Grulois DE, Garczarek L, Six C (2014) Connecting thermal physiology and latitudinal nichepartitioning in marine *Synechococcus*. *The ISME Journal* 8:1221-1236
- Pomeroy LR (1980) Detritus and its role as a food source. In: Barnes RK, Mann KH (eds) *Fundamentals of aquatic ecosystems*. Blackwell Science, London, UK
- Pomeroy LR (1980) Detritus and its role as a food source. In: Barnes RSK, Mann KH (eds), *Fundamentals of aquatic ecosystems*, Oxford, Blackwell Scientific Publishers, pp. 84–102
- Popovic Z, Mladineo I, Ezgeta-Balic D, Trumbic Z, Vrgoc N, Peharda M (2013) Reproductive cycle and gonad development of *Venus verrucosa* L. (Bivalvia: Veneridae) in Kastela Bay, Adriatic Sea. *Marine Biology Research* 9:229-239
- Popovic Z, Mladineo I, Ezgeta-Balic D, Trumbic Z, Vrgoc N, Peharda M (2013) Reproductive cycle and gonad development of *Venus verrucosa* L. (Bivalvia: Veneridae) in Kastela Bay, Adriatic Sea. *Marine Biology Research* 9:229-239
- Pouvreau S, Petton S, Queau I, Bellec G, Talarmain E, Le Souchu P, Alunno-Bruscia M, Auby I, Maurer D, D'Amico F, Passoni S, Barbier C, Tournaire MP, Rigouin L, Rumebe M, Fleury E, Langlade A, Bouget JF, Collin K, Fortune M, Palvadeau H, Bedier E, Robert S, Pepin JF, Grizon J, Seugnet JL, Chabirand JM, Le Moine O, Guesdon S, Lagarde F, Mortreux S, Le Gall P, Messiaen G, Roque D'Orbcastel E, Quemener L, Repecaud M, Bucas K, Barbot S, Guillemot A, Nonnotte L, Duros W, Bonnat A, Tarot S, Mille D, Geay A, Bouquet AL (2014) Observer, Analyser et Gérer la variabilité de la reproduction et du recrutement de l'huître creuse en France : Le Réseau Velyger. Rapport annuel 2013. IFREMER
- Pouvreau S, Petton S, Queau I, Haurie A, Le Souchu P, Alunno-bruscia M, Palvadeau H, Auby I, Maurer D, D'Amico F, Passoni S, Barbier C, Tournaire MP, Rigouin L, Rumèbe M, Fleury E, Foullaron P, Bouget JF, Pépin JF, Robert S, Grizon J, Seugnet JL, Chabirand JM, Le Moine O, Guesdon S, Lagarde F, Mortreux S, Le Gall P, Messiaen G, Roque d'Orbcastel E, Quemener L, Repecaud M, Mille D, Geay A, Bouquet AL (2015) Observer, Analyser et Gérer la variabilité de la reproduction et du recrutement de l'huître creuse en France : Le Réseau Velyger. Rapport annuel 2013. IFREMER

– Q –

– R –

- Raby D, Mingelbier M, Dodson JJ, Klein B, Lagadeuc Y (1997) Food-particle size and selection by bivalve larvae in a temperate embayment. *Marine Biology* 127:665–672
- Rees CB (1950) The identification and classification of lamellibranch larvae. *Hull Bulletins of Marine Ecology* 19:73-104
- Reid RGB, McMahon RF, Foighil DO, Finnigan R (1992) Anterior inhalant currents and pedal feeding in bivalves. *Veliger* 35:93-104
- Renaud PE, Morata N, Ambrose JR WG, Bowie JJ, Chiuchiolo A (2007) Carbon cycling by seafloor communities on the eastern Beaufort Sea shelf. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 349:248-260
- Retière C (1979) Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normanno-breton. Thèse d'Etat de l'Université de Rennes, France, pp 1–431
- Reynolds DJ, Butler PG, Williams SM, Scourse JD, and others (2013) A multiproxy reconstruction of Hebridean (NW Scotland) spring sea surface temperatures between AD 1805 and 2010. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 386:275-285
- Richard M, Archambault P, Thouzeau G, Desrosiers G (2006) Influence of suspended mussel lines on the biogeochemical fluxes in adjacent water in the Iles-de-la-Madeleine (Quebec, Canada). *Can J Fish Aquatic Sciences* 63:1198-1213
- Richardson CA, Crisp DJ, Runham NW (1980) Factors influencing shell growth in *Cerastoderma edule*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 210:513-531
- Richoux NB, Froneman PW (2008) Trophic ecology of dominant zooplankton and macrofauna in a temperate, oligotrophic South African estuary: a fatty acid approach. *Marine ecology progress series* 357:121-137
- Riera P, Stal LJ, Nieuwenhuize J, Richard P, Blanchard G, Gentil F (1999) Determination of food sources for benthic invertebrates in a salt marsh (Aiguillon Bay, France) by carbon and nitrogen stable isotopes: importance of locally produced sources. *Marine Ecology Progress Series* 187:301-307
- Robuchon M, Valero M, Gey D, Le Gall L (2015) How does molecular-assisted identification affect our estimation of α , β and γ biodiversity? An example from understory red seaweeds (Rhodophyta) of *Laminaria* kelp forests in Brittany, France. *Genetica* 143:207-223
- Roeselers G, Newton ILG (2012) On the evolutionary ecology of symbioses between chemosynthetic bacteria and bivalves. *Applied Microbiology and Biotechnology* 94:1-10
- Rolff, C (2000) Seasonal variation in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of size-fractionated plankton at a coastal station in the northern Baltic proper. *Marine Ecology Progress Series* 203:47-65
- Rufino MM, Gaspar MB, Pereira AM, Maynou F, Monteiro CC (2010) Ecology of megabenthic bivalve communities from sandy beaches on the south coast of Portugal. *Scientia Marina* 74:163-178

– S –

- Salomidi M, Katsanevakis S, Borja A, Braeckman U, Damalas D, Galparsoro I, Mifsud R, Mirto S, Pascual M, Pipitone C, Rabaut M, Todorova V, Vassilopoulou V, Vega Fernandez T (2012) Assessment of goods and services, vulnerability, and conservation status of European seabed biotopes: a stepping stone towards ecosystem-based marine spatial management. *Mediterranean Marine Science* 13:49-88
- Sargent JR, Bell JG, Bell MV, Henderson RJ, Tocher DR (1993) The metabolism of phospholipids and polyunsaturated fatty acids in fish. *Coastal and Estuarine Studies* 43:103-124
- Sargent JR, Whittle KJ (1981) Lipids and hydrocarbons in the marine food web. In: Longhurst AR (ed) *Analysis of marine ecosystems*. Academic Press, New York, p 491-533
- Savina M (2004) Modélisation écologique des populations de palourdes roses (*Paphia rhomboïdes*) et d'amandes de mer (*Glycymeris glycymeris*) en Manche. PhD Thesis, University of Aix-Marseille II, France, 200 p.
- Schmidt OJ, Grabowski JH, Peckarsky BL, Preisser EL, Trussell GC, Vonesh JR (2008) From individuals to ecosystem function: toward an integration of evolutionary and ecosystem ecology. *Ecology*, 89:2436–2445
- Séguin A, Gravel D, Archambault P (2013) Effect of disturbance regime on alpha and beta diversity of rock pools. *Diversity* 6:1-17
- Seitz RD, Wennhage H, Bergstrom U, Lipcius RN, Ysebaert T (2014) Ecological value of coastal habitats for commercially and ecologically important species. *ICES Journal of Marine Science* 71:648–66
- Shanks AL, Shearman RK (2011) Thread-drifting juvenile *Mytilus* spp. in continental shelf waters off Coos Bay, Oregon, USA. *Marine Ecology Progress Series* 427:105-115
- Sherman KM, Coull BC (1980) The response of meiofauna to sediment disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 46:59-71
- Sigurdsson JB (1976) The dispersal of young post-larval bivalve molluscs by byssus threads. *Nature* 262:386-387
- Sinclair ARE, Byrom AE (2006) Understanding ecosystem dynamics for the conservation of biota. *Journal of Animal Ecology* 75:64-79
- Smith ADM, Brown CJ, Bulman CM, Fulton EA, and others (2011) Impacts of fishing low-trophic level species on marine ecosystems. *Science* 333:1147-1150
- Smith W, McIntyre AD (1954) A spring loaded bottom sampler. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 33:257-264
- Snelgrove PVR (1997) The Importance of Marine Sediment Biodiversity in Ecosystem Processes. *Royal Swedish Academy of Sciences* 26:578-583
- Snelgrove PVR (1999) Getting to the bottom of marine biodiversity: sedimentary habitats ocean bottom are the most widespread habitat on Earth and support high biodiversity and key ecosystem services. *Bioscience* 49:129-38
- Sornin J (1981) Processus sédimentaires et biodeposition liés à différents modes de conchyliculture: Baie de Cancale, Anse de l'Aiguillon et Bassin de Marennes-Oléron. PhD Thesis, Université de Nantes

- Soudant P, Marty Y, Moal J, Masski H, Samain JF (1998) Fatty acid composition of polar lipid classes during larval development of scallop *Pecten maximus* (L.). Comparative Biochemistry and Physiology Part A Molecular & Integrative Physiology 121:279-288
- Soudant P, Moal J, Marty Y, Samain JF (1996) Impact of the quality of dietary fatty acids on metabolism and the composition of polar lipid classes in female gonads of *Pecten maximus* (L). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 205:149-163
- Srivastava DS (2006) Habitat structure, trophic structure and ecosystem function: interactive effects in a bromeliad-insect community. Oecologia 149:493-504
- St-Onge P, Miron G, Moreau G (2007) Burrowing behaviour of the softshell clam (*Mya arenaria*) following erosion and transport. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 340:103-111
- St-Onge P, Tremblay R, Sévigny JM (2015) Tracking larvae with molecular markers reveals high relatedness and early seasonal recruitment success in a partially spawning marine bivalve. Oecologia 178:733-46
- Stephenson RL, Power MJ, Laffan SW, Suthers IM (2015) Tests of larval retention in a tidally energetic environment reveal the complexity of the spatial structure in herring populations. Fisheries Oceanography 24:553-570

– T –

- Takeuchi S, Yamada F, Shirozu H, Ohashi S, Tamaki A (2015) Burrowing ability as a key trait in the establishment of infaunal bivalve populations following competitive release on an extensive intertidal sandflat. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 466:9-23
- Tang BJ, Liu BZ, Wang GD, Zhang T, Xiang JH (2006) Effects of various algal diets and starvation on larval growth and survival of *Meretrix meretrix*. Aquaculture 254:526-533
- Taylor JD, Glover EA (2006) Lucinidae (Bivalvia) - the most diverse group of chemosymbiotic molluscs. Zoological Journal of the Linnean Society 148:421-438
- Tebble N (1976) British bivalve seashells - A Handbook for Identification. Pisces Conservation Ltd, Lymington, UK
- Teichberg M, Fox SE, Olsen YS, Valiela I, Martinetto P, Iribarne O, Yuriko Muto E, Petti MAV, Corbisier TN, Soto-Jiménez M, Paez-Osuna F, Castro P, Freitas H, Zitelli A, Cardinaletti M, Tagliapietra D (2010) Eutrophication and macroalgal blooms in temperate and tropical coastal waters: nutrient enrichment experiments with *Ulva* spp. Global Change Biology 16:2624-2637
- Temblay R, Olivier F, Bourget E, Rittschof D (2007) Physiological condition of *Balanus amphitrite* cyprid larvae determines habitat selection success. Marine Ecology Progress Series 340:1-8
- Thébault J, Chauvaud L, Clavier J, Fichez R, Morize E (2006) Evidence of a 2-day periodicity of striae formation in the tropical scallop *Comptopallium radula* using calcein marking. Marine Biology 149:257-267
- Thieltges DW, Strasser M, Reise K (2006) How bad are invaders in coastal waters? The case of the American slipper limpet *Crepidula fornicata* in Western Europe. Biological Invasions 8:1673-1680
- Thiyagarajan V, Harder T, Qian PY (2002) Relationship between cyprid energy reserves and metamorphosis in the barnacle *Balanus amphitrite* Darwin (Cirripedia; Thoracica). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 280:79-93

- Thorin S, Radureau A, Feunteun E, Lefevre JC (2001) Preliminary results on a high east–west gradient in the macrozoobenthic community structure of the macrotidal Mont Saint-Michel bay. *Continental Shelf Research* 21:2167-2183
- Thorson G (1950) Reproduction and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews* 25:1-45
- Thrush SF, Dayton PK (2002) Disturbance to marine benthic habitats by trawling and dredging: Implications for marine biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:449-473
- Thrush SF, Hewitt JE, Pridmore RD, Cummings VJ (1996) Adult/juvenile interactions of infaunal bivalves: Contrasting outcomes in different habitats. *Marine Ecology Progress Series* 132:83-92
- Todd CD, Doyle RW (1981) Reproductive strategies of marine benthic invertebrates : A settlement-timing hypothesis. *Marine Ecology Progress Series* 4:75–83
- Tomaru Y, Kawabata Z, Nakano S (2000) Consumption of picoplankton by the bivalve larvae of Japanese pearl oyster *Pinctada fucata martensii*. *Marine Ecology Progress Series* 192:195-202
- Toonen RJ, Pawlik JR (1994) Foundations of gregariousness. *Nature* 370:511–512
- Toupoint N (2012) Le succès de recrutement de la moule bleue: influence de la qualité de la ressource trophique. PhD dissertation, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Canada
- Toupoint N, Gilmore-Solomon L, Bourque F, Myrand B, Pernet F, Olivier F, Tremblay R (2012a) Match/mismatch between the *Mytilus edulis* larval supply and seston quality: effect on recruitment. *Ecology* 93:1922–1934
- Toupoint N, Godet L, Fournier J, Retiere C, Olivier F (2008) Does Manila clam cultivation affect habitats of the engineer species *Lanice conchilega* (Pallas, 1766). *Marine Pollution Bulletin* 56:1429-1438
- Toupoint N, Mohit V, Linossier I, Bourgougnon N, Myrand B, Olivier F, Lovejoy C, Tremblay R (2012b) Effect of biofilm age on settlement of *Mytilus edulis*. *Biofouling* 28:985-1001
- Trigui J (2009) Influence des facteurs environnementaux et anthropiques sur la structure et le fonctionnement des peuplements benthiques du golfe Normano-Breton. PhD dissertation, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France
- Trottet A, Roy S, Tamigneaux E, Lovejoy C (2007) Importance of heterotrophic planktonic communities in a mussel culture environment: the Grande Entrée lagoon, Magdalen Islands (Québec, Canada). *Marine Biology* 151:377-392

– U –

- Ubertini, M., Lefebvre, S., Gangnery, A., Grangeré, K., Le Gendre, R., Orvain, F., 2012. Spatial variability of benthic-pelagic coupling in an estuary ecosystem : consequences for microphytobenthos resuspension phenomenon. *Plos One* 7:e44155
- Urban HJ (1994) Adaptations of six infaunal bivalve species of Chile: Coexistence resulting from differences in morphology, burrowing depth and substrate preference. *Archive of Fishery and Marine Research* 42:183-193
- Utting SD (1988) Growth and survival of hatchery-reared *Ostrea edulis* in relation to environmental conditions at the on-growing site. *Aquaculture* 69:27-38

– V –

- Valiela I, McClelland J, Hauxwell J, Behr PJ, Hersh D, Foreman K (1997) Macroalgal blooms in shallow estuaries: controls and ecophysiological and ecosystem consequences. *Limnology and Oceanography* 42:1105-1118
- Van Alstyne KL, Flanagan JC, Gifford SA (2011) Recreational clam harvesting affects sediment nutrient remineralization and the growth of the green macroalga *Ulva lactuca*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 401:57-62
- Van der Geest M, Sall AA, Ely SO, Nauta RW, Van Gils JA, Piersma T (2014) Nutritional and reproductive strategies in a chemosymbiotic bivalve living in a tropical intertidal seagrass bed. *Marine Ecology Progress Series* 501:113-126
- Van der Heide T, Govers LL, De Fouw J, Olff H, Van der Geest M, Van Katwijk MM, Piersma T, Van de Koppel J, Silliman BR, Smolders AJP, Van Gils JA (2012) A three-stage symbiosis forms the foundation of seagrass ecosystems. *Science* 336:1432-1434
- Veldhuis MJW, Kraay GW (2000) Application of flow cytometry in marine phytoplankton research: Current applications and future perspectives. *Scientia Marina* 64:121-134
- Veloso V, Moreira J, Troncoso JS (2007) Annual dynamics of bivalve populations in muddy bottoms of the Ensenada de Baiona (Galicia, NW Iberian Peninsula). *Iberus* 25:1-10
- Veniot A, Bricelj VM, Beninger PG (2003) Ontogenetic changes in gill morphology and potential significance for food acquisition in the scallop *Placopecten magellanicus*. *Marine Biology* 142:123-131
- Viso AC, Marty JC (1993) Fatty acids from 28 marine microalgae. *Phytochemistry* 34:1521-1533

– W –

- Waldock MJ, Holland DL (1984) Fatty acid metabolism in young oysters, *Crassostrea gigas*: polyunsaturated fatty acids. *Lipids* 19:332-336
- Waite AM, Safi KA, Hall JA, Nodder SD (2000) Mass sedimentation of picoplankton embedded in organic aggregates. *Limnology and Oceanography* 45:87-97
- Warwick RM, Clarke KR (1993) Increased variability as a symptom of stress in marine communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 172:215-226
- Weithoff G, Walz N, Gaedke U (2001) The intermediate disturbance hypothesis—species diversity or functional diversity? *Journal of Plankton Research* 23:1147-1155
- White JW (2008) Spatially coupled larval supply of marine predators and their prey alters the predictions of metapopulation models. *The American Naturalist* 171:E179–E194
- Whitton TA, Jenkins SR, Richardson CA, Hiddink JG (2015) Changes in small scale spatial structure of cockle *Cerastoderma edule* (L.) post-larvae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 468:1–10
- Whomersley P, Huxham M, Bolam S, Schratzberger M, Augley J, Ridland D (2010) Response of intertidal macrofauna to multiple disturbance types and intensities - An experimental approach. *Marine Environmental Research* 69:297-308

- Wiegert RG, Owen DF (1971) Trophic structure, available resources and population density in terrestrial vs. aquatic ecosystems. *Journal of Theoretical Biology* 30:69-81
- Wildish DJ, Kristmanson DD (1985) Control of suspension feeding bivalve production by current speed. *Helgolander Meeresunters* 39:237-243
- Wildish DJ, Kristmanson DD, Saulnier AM (1992) Interactive effects of velocity and seston concentration of giant scallop feeding inhibition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 155:161-168
- Wildish DJ, Saulnier AM (1992) The effect of velocity and flow direction on the growth of juvenile and adult giant scallops. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 133:133-143
- Wilson S, Blake C, Berges JA, Maggs CA (2004) Environmental tolerances of free-living coralline algae (maerl): implications for European marine conservation. *Biological Conservation* 120:279-289
- Wilson, J. B. 1999. Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos* 86: 507-522
- Winemiller KO (2005) Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62:872-885
- Worden AZ, Nolan JK, Palenik B (2004) Assessing the dynamics and ecology of marine picophytoplankton: The importance of the eukaryotic component. *Limnology and Oceanography* 49:168-179
- Worden AZ, Not F (2008) Ecology and Diversity of Picoeukaryotes. In: D. L. Kirchman (eds.) *Microbial Ecology of the Oceans*, Second Edition (ed), John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, NJ, USA.

– X –

– Y –

- Yang JL, Li X, Liang X, Bao WY, Shen HD, Li J (2014a) Effects of natural biofilms on settlement of plantigrades of the mussel *Mytilus coruscus*. *Aquaculture* 424:228-233
- Yang JL, Shen PJ, Liang X, Li YF, Bao WY, Li JL (2013) Larval settlement and metamorphosis of the mussel *Mytilus coruscus* in response to monospecific bacterial biofilms. *Biofouling* 29:247-259
- Yang JL, Zhou X, Li YF, Guo XP, Liang X, Li JL (2014b) Plantigrade settlement of the mussel *Mytilus coruscus* in response to natural biofilms on different surfaces. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 94:1639-1649
- Ysebaert T, Herman PMJ, Meire P, Craeymeersch J, Verbeek H, Heip CHR (2003) Large-scale spatial patterns in estuaries: estuarine macrobenthic communities in the Schelde estuary, NW Europe. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57:335-355

– Z –

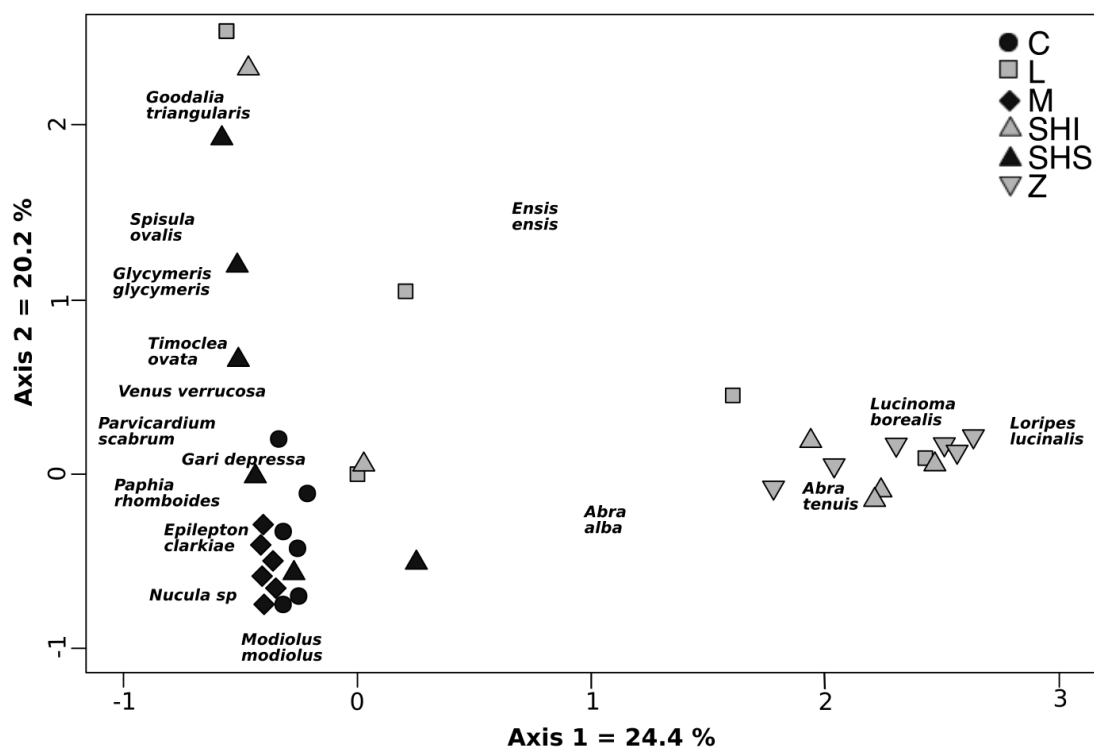
- Ziegler S, Benner R (1999) Dissolved organic carbon cycling in a subtropical seagrass-dominated lagoon. *Marine Ecology Progress Series* 180:149-160

Annexes

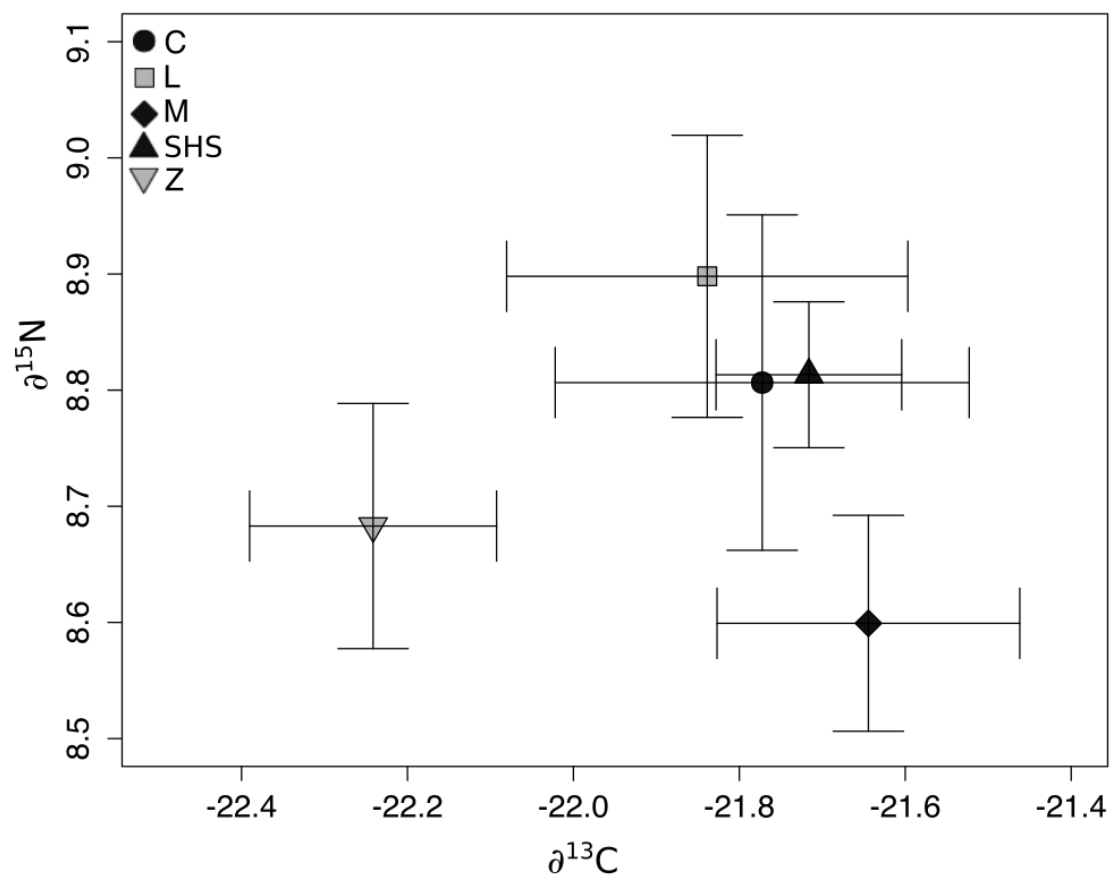
Annexe 1 Means \pm SE of bivalve recruits abundances (ind m⁻²) from each benthic habitats, compiled from the 2 sampling years. Letters on column labels refers to benthic habitats: Intertidal coarse sands (SHI), Subtidal coarse sands (SHS), *L. conchilega* beds (L), *Z. marina* beds (Z), Maerl beds (M), *C. fornicata* banks (C).

	C	L	M	SHI	SHS	Z
<i>Abra alba</i>	2.50 \pm 1.71	2.50 \pm 2.50	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00	5.83 \pm 4.9	3.33 \pm 1.67
<i>Abra tenuis</i>	1.67 \pm 1.05	0.83 \pm 0.83	0 \pm 0.00	5.74 \pm 2.12	0.83 \pm 0.83	4.17 \pm 2.01
<i>Ensis ensis</i>	0 \pm 0.00	1.67 \pm 1.67	0 \pm 0.00	1.15 \pm 1.15	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00
<i>Epilepton clarkiae</i>	0.83 \pm 0.83	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00
<i>Gari depressa</i>	1.67 \pm 1.05	0.83 \pm 0.83	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00
<i>Glycymeris glycymeris</i>	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00	2.92 \pm 1.36	2.30 \pm 2.30	16.39 \pm 7.22	0 \pm 0.00
<i>Goodalia triangularis</i>	1.67 \pm 1.67	4.17 \pm 2.01	0 \pm 0.00	13.78 \pm 13.78	15.19 \pm 11.49	0 \pm 0.00
<i>Loripes lucinalis</i>	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00	7.5 \pm 5.59
<i>Lucinoma borealis</i>	0.83 \pm 0.83	4.17 \pm 2.39	0 \pm 0.00	4.59 \pm 3.41	0 \pm 0.00	21.67 \pm 5.27
<i>Modiolus modiolus</i>	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00	0.83 \pm 0.83	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00
<i>Nucula sp</i>	115.83 \pm 37.91	0 \pm 0.00	62.92 \pm 20.78	0 \pm 0.00	35.47 \pm 16.55	1.67 \pm 1.05
<i>Paphia rhomboides</i>	0.83 \pm 0.83	0.83 \pm 0.83	1.67 \pm 1.05	0 \pm 0.00	0.83 \pm 0.83	0 \pm 0.00
<i>Parvicardium scabrum</i>	19.17 \pm 4.55	0 \pm 0.00	6.25 \pm 3.97	1.15 \pm 1.15	24.89 \pm 10.31	0 \pm 0.00
<i>Spisula ovalis</i>	0.83 \pm 0.83	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00	8.33 \pm 8.33	0 \pm 0.00
<i>Timoclea ovata</i>	7.50 \pm 3.82	0 \pm 0.00	2.08 \pm 1.36	0 \pm 0.00	13.08 \pm 8.27	0 \pm 0.00
<i>Venus verrucosa</i>	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00	0 \pm 0.00	3.8 \pm 2.43	0 \pm 0.00

Annexe 2 Biplot of the first two factorial axes from factorial correspondence analysis (FCA) resulting of bivalve recruits sorting. Letters refer to benthic habitats: Intertidal coarse sands (SHI), Subtidal coarse sands (SHS), *L. conchilega* beds (L), *Z. marina* beds (Z), Maerl beds (M), *C. fornicata* banks (C). Grey and black symbols represent intertidal and subtidal benthic habitats, respectively.



Annexe 3 Carbon and nitrogen isotopic signatures (mean \pm SD) from *Ostrea edulis* tissues after two months growth in five benthic habitats. Letters refers to benthic habitats: Subtidal coarse sands (SHS), *L. conchilega* beds (L), *Z. marina* beds (Z), Maerl beds (M), *C. fornicata* banks (C)



Annexe 4 Mean relative percentage (\pm SE, n=4) of particulate organic matter (0.7-20 μ m) fatty acids (FA) per sampling session at site A in 2013. Total concentration of FA in μ g FA per liter of seawater filtered and μ g FA per g POM on filter (\pm SE, n=4, last 2 rows).

Fatty Acids	April 23-25	May 22-24	June 21-23	July 6-8	July 20-22	July 26-28	Aug 5-7	Aug 18-20	Sept 3-5	Sept 18-21
Saturated										
12:0	0.35±0.32	0.28±0.13	1.65±0.95	0.26±0.08	0.67±0.25	1.96±1.08	1.34±0.54	0.11±0.03	0.38±0.14	2.48±1.46
14:0	7.98±0.63	6.46±1.25	11.24±3.24	9.59±2.14	11.62±0.88	7.46±1.40	4.29±0.93	11.94±1.05	9.15±1.73	6.86±1.65
15:0	1.33±0.18	1.08±0.24	0.94±0.24	1.40±0.26	1.73±0.21	0.83±0.20	0.40±0.12	1.58±0.11	1.27±0.2	0.89±0.13
16:0	50.73±2.10	36.20±4.93	44.77±2.09	45.85±1.95	44.30±2.12	37.47±1.23	47.55±3.07	39.60±3.79	37.15±2.07	37.78±2.74
17:0	0.97±0.21	0.66±0.07	0.74±0.18	1.08±0.11	1.29±0.12	0.59±0.11	0.49±0.14	1.10±0.10	0.79±0.11	0.77±0.07
18:0	23.55±1.98	16.89±4.42	24.34±3.60	26.97±5.57	24.03±3.24	24.89±6.66	36.31±2.91	15.15±1.45	23.42±6.44	38.20±4.66
19:0	0.53±0.24	0.07±0.01	0.08±0.03	0.25±0.05	0.33±0.09	0.10±0.05	0.04±0.02	0.11±0.01	0.10±0.02	0.06±0.00
20:0	0.57±0.06	3.09±1.00	0.74±0.15	0.72±0.10	0.76±0.07	1.73±0.46	0.51±0.11	1.32±0.51	1.25±0.21	0.47±0.16
22:0	0.90±0.41	0.42±0.09	0.38±0.13	0.72±0.08	0.57±0.1	0.28±0.09	0.22±0.07	0.54±0.09	0.36±0.13	0.31±0.05
24:0	0.00±0.00	0.15±0.12	0.02±0.02	0.01±0.01	0.20±0.08	0.00±0.00	0.01±0.01	0.05±0.05	0.10±0.04	0.05±0.05
ΣSFA	86.91±0.44	65.30±6.53	84.91±2.48	86.83±3.28	85.48±3.95	75.31±6.7	91.16±2.23	71.49±4.94	73.97±4.72	87.86±0.66
Branched										
14:0iso	0.14±0.11	0.14±0.03	0.06±0.02	0.02±0.02	0.02±0.02	0.15±0.06	0.04±0.01	0.12±0.02	0.10±0.02	0.07±0.01
15:0antiso	0.65±0.18	0.70±0.15	0.47±0.12	0.77±0.15	0.89±0.06	0.31±0.08	0.31±0.07	0.91±0.05	0.65±0.11	0.31±0.08
15:0iso	1.00±0.05	0.70±0.16	0.51±0.13	0.89±0.19	1.05±0.03	0.37±0.09	0.36±0.08	0.99±0.08	0.61±0.12	0.31±0.08
16:0iso	0.24±0.05	0.16±0.05	0.16±0.04	0.23±0.03	0.25±0.04	0.11±0.03	0.09±0.02	0.28±0.02	0.16±0.03	0.12±0.03
17:0antiso	0.96±0.14	1.99±0.49	0.98±0.27	1.44±0.42	1.28±0.33	0.79±0.19	0.45±0.10	1.94±0.17	1.43±0.19	0.88±0.15
17:0iso	0.24±0.02	0.22±0.04	0.15±0.04	0.29±0.03	0.31±0.03	0.12±0.03	0.10±0.03	0.24±0.04	0.16±0.01	0.18±0.03
18:0iso	0.05±0.01	0.08±0.03	0.01±0.01	0.02±0.01	0.02±0.01	0.01±0.00	0.01±0.01	0.03±0.01	0.02±0.00	0.02±0.00
ΣBFA	3.27±0.14	3.99±0.84	2.34±0.62	3.67±0.57	3.81±0.29	1.85±0.46	1.37±0.29	4.51±0.27	3.13±0.46	1.88±0.36
Monounsaturated										
16:1ω5	0.18±0.04	0.22±0.04	0.16±0.02	0.18±0.04	0.24±0.02	0.26±0.11	0.10±0.01	0.29±0.01	0.27±0.05	0.08±0.02
16:1ω7	0.53±0.31	3.60±1.05	2.11±0.48	0.75±0.63	0.91±0.72	3.97±1.10	1.19±0.48	3.74±1.13	3.41±0.73	1.64±0.15
16:1ω9	0.39±0.18	1.44±0.47	0.51±0.09	0.63±0.25	0.44±0.22	0.99±0.37	0.33±0.09	0.99±0.24	1.47±0.32	0.67±0.03
17:1ω7	0.18±0.05	0.26±0.03	0.11±0.03	0.15±0.02	0.16±0.03	0.17±0.04	0.06±0.01	0.23±0.04	0.24±0.05	0.09±0.03
17:1ω9	0.09±0.03	0.09±0.05	0.03±0.01	0.11±0.04	0.06±0.02	0.04±0.02	0.02±0.01	0.06±0.01	0.13±0.04	0.04±0.01
18:1ω7	0.22±0.14	2.89±0.82	0.96±0.20	0.61±0.57	0.74±0.62	1.60±0.43	0.90±0.42	2.40±0.73	2.42±0.46	0.66±0.14
18:1ω9	0.43±0.25	3.41±1.05	1.44±0.34	0.62±0.50	0.93±0.73	2.84±0.64	0.89±0.40	3.09±0.85	2.95±0.53	1.41±0.15
20:1ω11	0.34±0.16	0.20±0.03	0.14±0.05	0.20±0.05	0.16±0.04	0.11±0.03	0.07±0.01	0.23±0.03	0.18±0.02	0.09±0.01
20:1ω9	0.07±0.05	0.05±0.01	0.02±0.00	0.00±0.00	0.03±0.01	0.04±0.01	0.01±0.01	0.04±0.02	0.03±0.01	0.01±0.00
22:1ω11	0.06±0.04	0.46±0.08	0.29±0.09	0.79±0.09	0.72±0.26	0.35±0.13	0.13±0.03	0.80±0.10	0.65±0.1	0.06±0.04
22:1ω9	0.54±0.24	0.33±0.27	0.34±0.18	0.16±0.11	0.15±0.08	0.17±0.04	0.10±0.04	0.18±0.12	0.04±0.01	0.10±0.01
ΣMUFA	2.64±0.56	11.49±2.68	5.59±1.11	3.58±1.8	4.07±2.22	9.55±2.5	3.48±1.35	11.05±2.67	10.32±1.95	4.18±0.42
Polyunsaturated										
16:2ω4	0.01±0.01	0.20±0.06	0.15±0.04	0.02±0.02	0.04±0.04	0.24±0.07	0.08±0.04	0.24±0.08	0.23±0.05	0.10±0.01
16:2ω6	0.05±0.02	0.10±0.02	0.06±0.01	0.08±0.05	0.08±0.04	0.07±0.03	0.02±0.01	0.07±0.01	0.05±0.01	0.04±0.00
16:3ω4	0.08±0.03	0.22±0.05	0.09±0.03	0.06±0.06	0.18±0.12	0.18±0.06	0.14±0.09	0.09±0.04	0.14±0.04	0.11±0.02
16:4ω1	0.11±0.04	0.48±0.09	0.28±0.07	0.25±0.12	0.12±0.04	0.39±0.11	0.16±0.04	0.61±0.14	0.49±0.11	0.30±0.03
16:4ω3	0.35±0.02	2.07±0.45	0.49±0.09	0.40±0.23	0.41±0.22	1.04±0.28	0.30±0.07	1.19±0.28	1.11±0.26	0.57±0.07
17:2ω5	0.07±0.04	0.08±0.03	0.03±0.01	0.05±0.03	0.02±0.01	0.05±0.02	0.02±0.00	0.04±0.00	0.03±0.00	0.03±0.01
18:2ω6	1.47±0.19	1.16±0.41	0.94±0.22	0.82±0.28	0.99±0.23	1.26±0.3	0.47±0.08	1.45±0.51	1.14±0.19	0.49±0.06
18:3ω3	0.19±0.04	2.51±0.75	0.56±0.15	0.28±0.20	0.43±0.25	1.85±0.55	0.22±0.10	1.12±0.36	1.43±0.29	0.57±0.08
18:3ω6	0.41±0.34	0.21±0.10	0.05±0.01	0.04±0.02	0.17±0.13	0.10±0.03	0.04±0.01	0.23±0.09	0.13±0.02	0.04±0.01
18:4ω3	0.67±0.07	4.75±1.54	0.96±0.24	0.55±0.26	0.56±0.35	2.50±0.79	0.42±0.18	1.68±0.57	1.81±0.37	0.76±0.11
20:2ω6	0.02±0.01	0.04±0.01	0.03±0.01	0.03±0.01	0.02±0.01	0.03±0.01	0.02±0.00	0.04±0.00	0.04±0.01	0.03±0.01
20:3ω3	0.75±0.23	0.33±0.13	0.27±0.09	0.53±0.14	0.96±0.24	0.20±0.07	0.11±0.09	0.45±0.16	0.72±0.12	0.34±0.08
20:3ω6	0.13±0.05	0.04±0.01	0.03±0.02	0.08±0.02	0.04±0.01	0.03±0.00	0.03±0.01	0.05±0.01	0.05±0.01	0.05±0.02
20:4ω3	0.00±0.00	0.14±0.05	0.02±0.01	0.03±0.02	0.01±0.01	0.07±0.02	0.01±0.01	0.05±0.02	0.06±0.01	0.03±0.01
20:4ω6	0.63±0.15	0.24±0.07	0.40±0.09	0.42±0.15	0.44±0.05	0.29±0.07	0.23±0.09	0.32±0.09	0.42±0.11	0.13±0.02
20:5ω3	0.47±0.17	2.65±0.69	1.15±0.21	0.38±0.14	0.61±0.28	2.02±0.62	0.71±0.32	2.00±0.45	1.56±0.29	0.87±0.06
22:5ω3	0.06±0.04	0.11±0.01	0.03±0.01	0.04±0.01	0.05±0.02	0.06±0.02	0.03±0.02	0.07±0.01	0.07±0.02	0.05±0.01
22:6ω3	1.05±0.18	2.22±0.54	0.84±0.19	1.02±0.2	0.81±0.38	1.68±0.49	0.50±0.16	1.70±0.12	1.33±0.35	0.59±0.05
ΣPUFA	8.02±0.95	18.75±4.77	7.38±1.19	5.91±1.19	6.97±1.6	13.38±3.75	4.00±1.01	12.87±2.77	11.99±2.18	5.61±0.26
Others										
ΣCyclopropanes	0.27±0.03	0.23±0.15	0.25±0.08	0.21±0.03	0.23±0.03	0.22±0.05	0.16±0.04	0.58±0.06	0.30±0.08	0.33±0.05
Total FA concentration										
μg FA/g L	3.97±0.40	7.71±2.11	15.11±7.29	3.70±0.68	4.32±0.61	19.11±9.05	31.47±5.26	5.82±1.59	12.34±3.03	12.62±3.51
μg FA/g POM	1.92±0.93	5.32±1.61	12.94±6.70	3.26±0.53	3.00±0.19	8.77±3.62	5.35±0.54	2.89±0.80	7.05±1.83	3.87±0.67

Annexe 5 Mean relative percentage (\pm SE, n=4) of particulate organic matter (0.7-20 μ m) fatty acids (FA) per sampling session at site B in 2013. Total concentration of FA in μ g FA per liter of seawater filtered and μ g FA per g POM on filter (\pm SE, n=4, last 2 rows).

Fatty Acids	April 23-25	May 22-24	June 21-23	July 6-8	July 20-22	July 26-28	Aug 5-7	Aug 18-20	Sept 3-5	Sept 18-21
Saturated										
12:0	0.69±0.55	0.31±0.23	0.41±0.11	0.67±0.53	0.14±0.10	0.53±0.26	0.56±0.34	0.63±0.29	0.19±0.04	0.51±0.18
14:0	11.02±0.34	5.20±0.75	13.82±0.67	8.56±1.27	8.66±1.48	6.21±0.91	9.54±1.32	11.41±1.75	10.74±1.92	5.98±0.6
15:0	1.53±0.05	1.16±0.12	2.06±0.26	1.09±0.10	1.57±0.08	1.31±0.16	0.71±0.15	1.28±0.14	1.57±0.30	1.14±0.11
16:0	52.18±1.66	37.75±2.90	39.03±2.10	40.09±3.61	44.79±1.74	37.38±2.48	31.58±1.18	35.18±2.36	44.35±2.33	38.41±1.81
17:0	1.03±0.08	0.57±0.17	1.23±0.04	0.61±0.22	1.32±0.12	1.05±0.11	0.66±0.04	0.81±0.06	1.04±0.12	1.04±0.07
18:0	18.98±0.82	14.91±1.80	21.12±4.45	19.72±5.05	20.63±2.24	30.66±6.18	14.50±1.60	12.39±1.95	18.13±4.81	36.54±3.42
19:0	0.15±0.05	0.09±0.01	0.22±0.04	0.11±0.03	0.15±0.01	0.11±0.03	0.06±0.01	0.09±0.03	0.15±0.04	0.11±0.02
20:0	0.69±0.14	1.62±0.22	0.72±0.16	1.27±0.47	0.77±0.13	1.05±0.32	2.15±0.16	1.30±0.44	1.27±0.23	0.86±0.24
22:0	0.76±0.23	0.37±0.07	0.61±0.18	0.54±0.12	0.58±0.09	0.43±0.10	0.28±0.12	0.46±0.05	0.55±0.12	0.58±0.12
24:0	0.00±0.00	0.04±0.03	0.00±0.00	0.07±0.07	0.05±0.05	0.00±0.00	0.04±0.02	0.15±0.11	0.04±0.04	0.05±0.05
ΣSFA	87.03±0.69	62.02±3.85	79.22±5.39	72.73±3.38	78.66±3.31	78.74±7.46	60.08±2.62	63.71±4.33	78.02±4.84	85.21±4.61
Branched										
14:0iso	0.06±0.02	0.08±0.03	0.09±0.03	0.10±0.02	0.03±0.01	0.13±0.07	0.11±0.01	0.20±0.08	0.07±0.03	0.04±0.02
15:0antiso	0.97±0.04	0.72±0.10	0.99±0.05	0.59±0.08	0.90±0.04	0.61±0.11	0.46±0.06	0.67±0.06	0.69±0.13	0.53±0.04
15:0iso	1.18±0.04	0.74±0.10	1.00±0.06	0.68±0.11	1.03±0.07	0.65±0.11	0.54±0.06	0.78±0.08	0.67±0.14	0.49±0.04
16:0iso	0.25±0.05	0.18±0.03	0.30±0.01	0.20±0.04	0.30±0.03	0.19±0.02	0.14±0.02	0.18±0.02	0.16±0.03	0.19±0.02
17:0antiso	0.35±0.12	0.22±0.03	0.32±0.02	0.21±0.06	0.30±0.04	0.23±0.02	0.12±0.01	0.22±0.06	0.22±0.04	0.32±0.01
17:0iso	0.77±0.25	1.50±0.19	1.03±0.28	1.77±0.44	1.25±0.1	1.19±0.21	1.08±0.14	1.23±0.06	1.35±0.17	0.76±0.17
18:0iso	0.04±0.02	0.01±0.00	0.03±0.01	0.04±0.02	0.02±0.00	0.04±0.02	0.01±0.01	0.04±0.00	0.03±0.01	0.01±0.00
ΣBFA	3.63±0.24	3.44±0.43	3.76±0.28	3.61±0.51	3.83±0.19	3.03±0.54	2.48±0.3	3.31±0.17	3.19±0.49	2.34±0.24
Monounsaturated										
16:1ω5	0.23±0.12	0.24±0.03	0.31±0.07	0.10±0.04	0.31±0.06	0.20±0.05	0.27±0.05	0.33±0.02	0.33±0.07	0.17±0.01
16:1ω7	0.57±0.38	5.11±0.55	3.21±1.56	3.38±0.58	2.61±0.40	3.01±1.61	7.64±0.52	5.53±1.09	3.06±1.30	1.77±0.90
16:1ω9	0.35±0.14	1.30±0.12	1.27±0.48	1.37±0.38	0.89±0.23	1.02±0.49	0.88±0.09	1.24±0.17	0.99±0.34	0.61±0.13
17:1ω7	0.09±0.03	0.27±0.02	0.17±0.04	0.23±0.07	0.18±0.01	0.18±0.07	0.25±0.01	0.25±0.05	0.17±0.04	0.11±0.04
17:1ω9	0.04±0.02	0.06±0.00	0.09±0.03	0.04±0.02	0.06±0.01	0.07±0.01	0.02±0.00	0.07±0.01	0.08±0.04	0.05±0.02
18:1ω7	0.33±0.19	4.58±0.72	1.29±0.66	2.49±0.51	2.03±0.31	2.12±1.19	3.84±0.39	3.00±0.57	1.50±0.61	0.99±0.47
18:1ω9	0.58±0.41	6.48±1.01	1.61±0.80	3.42±0.70	3.45±1.06	1.80±0.88	3.99±0.51	6.73±1.31	2.18±0.81	2.06±0.99
20:1ω11	0.27±0.05	0.21±0.04	0.22±0.05	0.21±0.04	0.24±0.03	0.17±0.05	0.10±0.01	0.28±0.04	0.18±0.03	0.12±0.04
20:1ω9	0.01±0.01	0.08±0.02	0.04±0.02	0.04±0.01	0.13±0.05	0.04±0.01	0.06±0.02	0.10±0.02	0.02±0.01	0.03±0.01
22:1ω11	0.44±0.28	0.46±0.13	0.24±0.08	1.00±0.36	0.47±0.10	0.30±0.02	0.26±0.05	0.65±0.18	0.53±0.10	0.26±0.16
22:1ω9	0.20±0.14	0.04±0.00	0.49±0.18	0.14±0.04	0.26±0.10	0.07±0.02	0.10±0.01	0.21±0.09	0.04±0.01	0.05±0.02
ΣMUFA	2.76±0.81	17.54±2.24	7.67±3.12	11.04±1.61	9.76±1.82	7.97±3.85	16.51±1.44	17.15±1.91	8.08±2.81	5.56±2.47
Polyunsaturated										
16:2ω4	0.11±0.07	0.22±0.03	0.25±0.12	0.19±0.04	0.10±0.02	0.20±0.11	0.57±0.04	0.34±0.09	0.18±0.08	0.10±0.05
16:2ω6	0.06±0.04	0.06±0.01	0.09±0.03	0.07±0.03	0.10±0.04	0.06±0.02	0.12±0.01	0.06±0.01	0.05±0.02	0.03±0.01
16:3ω4	0.06±0.03	0.12±0.02	0.15±0.07	0.50±0.36	0.16±0.12	0.16±0.09	0.23±0.02	0.14±0.05	0.17±0.07	0.08±0.04
16:4ω1	0.18±0.07	0.32±0.03	0.47±0.11	0.30±0.04	0.18±0.04	0.41±0.18	0.94±0.03	0.73±0.17	0.37±0.13	0.25±0.08
16:4ω3	0.32±0.13	1.33±0.14	0.44±0.12	1.62±0.46	0.58±0.15	0.78±0.26	1.50±0.08	0.93±0.21	0.79±0.23	0.51±0.18
17:2ω5	0.04±0.02	0.04±0.00	0.05±0.01	0.05±0.01	0.03±0.00	0.04±0.01	0.06±0.01	0.06±0.00	0.05±0.03	0.03±0.01
18:2ω6	1.42±0.23	1.97±0.28	1.12±0.15	1.33±0.36	0.96±0.43	1.33±0.18	2.12±0.19	2.21±0.35	1.00±0.13	0.58±0.27
18:3ω3	0.17±0.04	2.70±0.30	0.37±0.12	1.30±0.36	0.70±0.25	0.55±0.26	2.23±0.21	1.53±0.40	1.25±0.48	0.74±0.39
18:3ω6	0.07±0.03	0.13±0.01	0.09±0.02	0.26±0.15	0.25±0.17	0.20±0.12	0.29±0.03	0.31±0.07	0.08±0.02	0.05±0.02
18:4ω3	0.63±0.10	3.96±0.52	0.70±0.29	2.00±0.61	0.80±0.30	1.18±0.62	3.39±0.34	2.00±0.63	1.44±0.60	0.91±0.50
20:2ω6	0.11±0.07	0.04±0.00	0.07±0.04	0.04±0.01	0.04±0.01	0.02±0.01	0.04±0.00	0.09±0.01	0.03±0.00	0.05±0.04
20:3ω3	0.66±0.08	0.17±0.06	1.00±0.06	0.32±0.09	0.70±0.07	0.68±0.19	0.06±0.03	0.37±0.12	1.01±0.37	0.36±0.07
20:3ω6	0.13±0.04	0.03±0.01	0.08±0.02	0.05±0.01	0.05±0.00	0.04±0.00	0.09±0.01	0.08±0.01	0.06±0.01	0.07±0.02
20:4ω3	0.00±0.00	0.13±0.02	0.15±0.11	0.19±0.13	0.02±0.02	0.04±0.01	0.19±0.03	0.11±0.04	0.06±0.03	0.03±0.02
20:4ω6	0.85±0.23	0.31±0.04	0.58±0.05	0.36±0.03	0.36±0.07	0.38±0.15	0.64±0.04	0.51±0.10	0.26±0.05	0.27±0.11
20:5ω3	0.45±0.12	2.08±0.32	1.36±0.58	1.15±0.25	0.74±0.17	1.60±0.75	4.54±0.46	2.69±0.80	1.19±0.39	0.82±0.38
22:5ω3	0.03±0.03	0.09±0.02	0.03±0.02	0.09±0.02	0.06±0.01	0.06±0.02	0.17±0.02	0.12±0.05	0.08±0.02	0.04±0.01
22:6ω3	0.69±0.29	1.76±0.22	0.77±0.24	1.13±0.26	0.72±0.23	1.12±0.33	2.66±0.24	2.03±0.31	1.37±0.20	1.00±0.21
ΣPUFA	7.49±0.03	17.46±1.99	8.96±1.61	12.31±2.39	7.55±1.91	10.19±2.88	22.00±1.80	16.61±3.15	10.48±1.73	6.57±2.20
Others										
ΣCyclopropanes	0.27±0.05	0.25±0.16	0.30±0.04	0.31±0.07	0.32±0.05	0.42±0.05	0.21±0.06	0.30±0.03	0.28±0.06	0.35±0.03
Total FA concentration										
μg FA/ L	2.64±0.58	9.52±0.81	8.44±3.32	9.06±4.27	5.39±0.59	11.02±1.25	17.14±5.16	9.47±3.65	9.11±3.35	11.12±0.95
μg FA/ g POM	1.24±0.32	1.98±0.25	1.21±0.34	3.38±1.02	1.98±0.53	4.45±0.84	8.24±2.96	2.74±0.04	3.63±1.92	2.28±0.25

Annexe 6 Mean relative percentage (\pm SE, n=4) of particulate organic matter (0.7-20 μ m) fatty acids (FA) per sampling session at site C in 2013. Total concentration of FA in μ g FA per liter of seawater filtered and μ g FA per g POM on filter (\pm SE, n=4, last 2 rows).

Fatty Acids	April 23-25	May 22-24	June 21-23	July 6-8	July 20-22	July 26-28	Aug 5-7	Aug 18-20	Sept 3-5	Sept 18-21
<i>Saturated</i>										
12:0	0.08±0.06	0.78±0.22	0.77±0.26	1.17±0.12	0.67±0.42	0.16±0.05	2.26±0.88	1.40±0.37	3.10±1.34	0.32±0.12
14:0	8.30±1.61	7.02±0.63	12.62±2.40	8.53±1.37	8.34±0.73	7.67±1.06	6.18±2.45	11.75±2.13	10.63±1.57	5.28±2.05
15:0	1.46±0.11	1.26±0.11	1.17±0.08	0.97±0.09	1.58±0.07	1.49±0.15	0.75±0.16	1.10±0.11	1.10±0.21	0.86±0.28
16:0	50.61±2.10	33.62±1.81	34.16±2.37	35.31±3.20	40.03±4.56	40.08±1.95	31.08±2.82	34.24±3.92	35.26±4.17	37.94±3.65
17:0	1.27±0.15	0.63±0.10	0.70±0.09	0.63±0.12	0.97±0.25	1.39±0.08	0.36±0.06	0.69±0.12	0.61±0.10	0.80±0.12
18:0	21.68±1.80	14.78±0.95	25.78±2.97	29.55±2.23	24.00±1.85	29.24±1.56	25.41±4.34	19.07±3.07	12.55±4.13	37.39±8.79
19:0	0.19±0.04	0.09±0.01	0.25±0.09	0.10±0.02	0.19±0.02	0.21±0.02	0.07±0.01	0.10±0.01	0.08±0.03	0.08±0.02
20:0	0.69±0.11	2.42±0.49	1.03±0.14	1.61±0.57	1.03±0.32	1.16±0.20	1.74±0.23	1.31±0.46	2.10±0.43	0.93±0.44
22:0	0.58±0.07	0.35±0.03	0.40±0.05	0.43±0.14	0.71±0.27	0.92±0.21	0.21±0.06	0.49±0.20	0.27±0.11	0.21±0.06
24:0	0.11±0.06	0.01±0.01	0.01±0.01	0.03±0.03	0.00±0.00	0.07±0.07	0.00±0.00	0.00±0.00	0.02±0.02	0.22±0.16
ΣSFA	84.96±1.27	60.97±1.09	76.88±3.09	78.35±4.8	77.53±4.18	82.40±3.85	68.06±5.75	70.14±4.5	65.73±5.39	84.03±6.55
<i>Branched</i>										
14:0iso	0.04±0.01	0.13±0.01	0.15±0.01	0.12±0.05	0.13±0.05	0.05±0.02	0.12±0.03	0.09±0.02	0.14±0.02	0.06±0.02
15:0antiso	0.84±0.08	0.62±0.11	0.41±0.06	0.40±0.04	0.61±0.07	0.60±0.06	0.31±0.06	0.45±0.06	0.45±0.08	0.31±0.10
15:0iso	0.98±0.10	0.65±0.09	0.45±0.06	0.44±0.06	0.70±0.08	0.68±0.06	0.33±0.06	0.51±0.09	0.39±0.07	0.28±0.10
16:0iso	0.23±0.00	0.30±0.09	0.15±0.02	0.14±0.01	0.25±0.04	0.27±0.02	0.13±0.03	0.20±0.03	0.11±0.03	0.12±0.03
17:0antiso	0.94±0.07	1.06±0.17	1.01±0.14	1.66±0.34	1.13±0.2	1.30±0.19	0.72±0.14	1.10±0.19	1.01±0.20	0.87±0.19
17:0iso	0.25±0.02	0.27±0.03	0.20±0.02	0.20±0.02	0.24±0.04	0.33±0.02	0.11±0.02	0.36±0.11	0.12±0.02	0.17±0.03
18:0iso	0.05±0.00	0.02±0.01	0.03±0.02	0.02±0.00	0.02±0.01	0.02±0.01	0.01±0.00	0.03±0.01	0.00±0.00	0.02±0.01
ΣBFA	3.32±0.22	3.34±0.27	2.30±0.16	2.72±0.11	2.81±0.45	3.40±0.2	2.72±0.41	1.72±0.33	2.84±0.57	1.92±0.28
<i>Monounsaturated</i>										
16:1ω5	0.22±0.02	0.25±0.06	0.16±0.02	0.09±0.01	0.17±0.06	0.32±0.06	0.17±0.03	0.18±0.03	0.30±0.04	0.13±0.03
16:1ω7	1.38±0.72	5.17±0.57	4.09±1.32	2.60±0.86	3.05±1.13	1.30±0.77	5.94±1.17	4.36±1.15	5.83±0.90	2.06±1.15
16:1ω9	0.43±0.06	1.48±0.16	0.74±0.21	0.71±0.13	1.17±0.24	0.78±0.13	0.97±0.18	0.85±0.21	1.86±0.18	0.62±0.27
17:1ω7	0.09±0.01	0.25±0.05	0.23±0.07	0.31±0.09	0.25±0.09	0.30±0.12	0.19±0.07	0.28±0.03	0.21±0.04	0.18±0.05
17:1ω9	0.07±0.03	0.12±0.07	0.04±0.02	0.04±0.01	0.05±0.02	0.09±0.02	0.10±0.06	0.05±0.01	0.12±0.02	0.05±0.01
18:1ω7	0.51±0.27	3.56±0.70	1.06±0.30	1.53±0.47	1.60±0.53	0.92±0.64	1.96±0.33	1.77±0.35	1.98±0.30	0.77±0.42
18:1ω9	1.10±0.64	6.54±0.81	2.28±0.17	2.16±0.54	2.10±0.64	1.28±0.71	3.81±0.76	6.00±2.07	3.98±0.58	1.88±0.99
20:1ω11	0.34±0.10	0.20±0.03	0.11±0.02	0.17±0.06	0.27±0.10	0.18±0.01	0.11±0.02	0.33±0.11	0.12±0.03	0.13±0.03
20:1ω9	0.04±0.01	0.11±0.01	0.04±0.01	0.07±0.03	0.19±0.07	0.04±0.01	0.05±0.01	0.06±0.02	0.05±0.01	0.02±0.02
22:1ω11	0.51±0.26	0.23±0.10	0.20±0.08	0.52±0.19	0.57±0.33	0.26±0.13	0.10±0.05	0.21±0.10	0.27±0.09	0.19±0.10
22:1ω9	0.15±0.04	0.13±0.06	0.18±0.05	0.19±0.10	0.22±0.13	0.21±0.09	0.04±0.01	0.08±0.02	0.12±0.05	0.08±0.04
ΣMUFA	4.42±1.85	18.14±1.53	12.23±0.81	6.91±1.86	9.71±1.82	4.28±0.93	10.08±2.96	11.98±2.21	12.25±3.17	11.93±2.54
<i>Polyunsaturated</i>										
16:2ω4	0.07±0.02	0.27±0.04	0.42±0.15	0.14±0.05	0.22±0.08	0.09±0.06	0.42±0.09	0.26±0.08	0.50±0.09	0.14±0.08
16:2ω6	0.07±0.01	0.05±0.01	0.13±0.03	0.06±0.01	0.06±0.01	0.08±0.06	0.08±0.02	0.05±0.02	0.07±0.01	0.04±0.01
16:3ω4	0.04±0.01	0.20±0.04	0.23±0.08	0.04±0.02	0.10±0.04	0.16±0.07	0.19±0.04	0.12±0.03	0.42±0.07	0.16±0.09
16:4ω1	0.21±0.04	0.38±0.04	0.53±0.18	0.30±0.09	0.33±0.09	0.26±0.11	0.70±0.15	0.50±0.08	0.78±0.13	0.37±0.14
16:4ω3	0.38±0.04	1.47±0.16	0.61±0.19	1.62±0.53	1.01±0.25	0.62±0.16	1.33±0.23	1.08±0.25	1.30±0.24	0.74±0.27
17:2ω5	0.04±0.01	0.04±0.01	0.05±0.02	0.02±0.00	0.02±0.01	0.05±0.01	0.03±0.01	0.04±0.01	0.04±0.01	0.03±0.01
18:2ω6	1.73±0.29	2.43±0.26	1.08±0.08	1.25±0.33	1.29±0.07	1.82±0.23	1.73±0.30	1.74±0.41	2.03±0.36	0.86±0.32
18:3ω3	0.18±0.06	3.04±0.54	0.93±0.13	1.32±0.51	0.98±0.39	0.36±0.11	2.15±0.37	1.68±0.54	2.50±0.51	1.09±0.69
18:3ω6	0.11±0.04	0.17±0.05	0.20±0.03	0.13±0.05	0.25±0.14	0.28±0.24	0.25±0.05	0.32±0.04	0.17±0.03	0.06±0.03
18:4ω3	0.72±0.04	4.15±0.65	2.08±0.33	2.03±0.83	1.50±0.69	0.79±0.50	3.01±0.55	2.21±0.74	3.60±0.76	1.43±0.96
20:2ω6	0.03±0.01	0.06±0.03	0.03±0.01	0.04±0.03	0.06±0.05	0.04±0.00	0.04±0.01	0.06±0.01	0.04±0.00	0.03±0.01
20:3ω3	0.53±0.04	0.10±0.03	0.20±0.09	0.12±0.06	0.32±0.16	1.07±0.24	0.04±0.01	0.19±0.10	0.32±0.16	0.27±0.11
20:3ω6	0.05±0.01	0.04±0.01	0.05±0.01	0.05±0.02	0.05±0.01	0.06±0.01	0.06±0.01	0.05±0.01	0.04±0.01	0.04±0.01
20:4ω3	0.01±0.00	0.16±0.04	0.08±0.03	0.07±0.04	0.05±0.03	0.04±0.02	0.15±0.03	0.10±0.04	0.13±0.03	0.05±0.04
20:4ω6	0.87±0.19	0.31±0.04	0.93±0.39	0.21±0.04	0.47±0.12	0.35±0.15	0.42±0.07	0.27±0.07	0.34±0.05	0.13±0.05
20:5ω3	0.60±0.24	2.51±0.56	2.36±0.38	1.20±0.44	1.53±0.53	0.84±0.53	3.57±0.67	2.18±0.65	2.93±0.57	1.35±0.66
22:5ω3	0.08±0.04	0.11±0.03	0.06±0.03	0.07±0.02	0.08±0.01	0.06±0.02	0.12±0.02	0.11±0.04	0.10±0.02	0.04±0.02
22:6ω3	0.89±0.19	2.18±0.59	1.39±0.38	1.39±0.33	1.16±0.39	1.27±0.55	2.27±0.37	1.65±0.38	1.77±0.39	0.85±0.36
ΣPUFA	8.35±0.76	16.82±1.73	20.73±3.55	11.27±2.55	12.62±2.87	8.10±1.13	16.11±3.13	17.52±3	11.57±2.65	18.67±4.42
<i>Others</i>										
ΣCyclopropanes	0.26±0.02	0.29±0.14	0.17±0.01	0.23±0.01	0.20±0.02	0.47±0.11	0.23±0.02	0.22±0.05	0.28±0.10	0.20±0.02
<i>Total FA concentration</i>										
μg FA / L	4.83±0.83	23.38±5.75	14.75±4.81	17.71±5.08	12.61±6.06	4.89±1.09	33.36±8.98	29.02±2.86	21.48±8.65	17.99±2.64
μg FA/g POM	2.11±0.72	8.00±4.47	7.13±2.37	14.72±4.89	4.98±2.48	2.89±0.78	18.10±5.27	13.24±2.11	8.20±2.56	6.04±1.07

Annexe 7 Mean relative percentage (\pm SE, n=4) of particulate organic matter (0.7-20 μ m) fatty acids (FA) from 7 sampling points through a complete tidal cycle (TC) in 2014. Total concentration of FA in μ g FA per liter of seawater filtered and μ g FA per g POM on filter (\pm SE, n=4, last 2 rows).

Fatty Acids	High tide (9:20)	Ebb Tide (11:50)	Ebb Tide (14:20)	Low Tide (16:20)	Flood Tide (18:20)	Flood Tide (19:50)	High Tide (21:30)
<i>Saturated</i>							
12:0	0.25 \pm 0.02	0.45 \pm 0.28	0.07 \pm 0.04	0.30 \pm 0.20	0.02 \pm 0.01	0.38 \pm 0.20	0.58 \pm 0.24
14:0	6.99 \pm 0.60	8.01 \pm 0.61	6.95 \pm 0.47	7.71 \pm 1.25	7.20 \pm 0.47	8.54 \pm 0.97	8.67 \pm 0.32
15:0	1.93 \pm 0.10	1.52 \pm 0.05	1.72 \pm 0.03	1.83 \pm 0.19	1.51 \pm 0.02	1.69 \pm 0.11	1.73 \pm 0.12
16:0	36.92 \pm 2.35	33.13 \pm 4.35	42.56 \pm 3.61	46.91 \pm 5.73	41.47 \pm 0.55	41.72 \pm 0.59	41.13 \pm 2.18
17:0	1.07 \pm 0.11	0.66 \pm 0.16	0.92 \pm 0.13	1.08 \pm 0.04	0.76 \pm 0.08	0.82 \pm 0.05	0.78 \pm 0.06
18:0	19.44 \pm 2.48	15.01 \pm 2.38	15.83 \pm 1.56	14.44 \pm 0.22	12.34 \pm 0.27	13.40 \pm 0.75	15.13 \pm 0.74
19:0	0.20 \pm 0.03	0.21 \pm 0.10	0.24 \pm 0.12	0.12 \pm 0.03	0.08 \pm 0.01	0.09 \pm 0.01	0.10 \pm 0.05
20:0	1.09 \pm 0.30	0.92 \pm 0.16	0.91 \pm 0.07	1.29 \pm 0.07	0.59 \pm 0.15	0.76 \pm 0.28	0.82 \pm 0.41
22:0	0.51 \pm 0.02	0.32 \pm 0.18	0.26 \pm 0.13	0.59 \pm 0.09	0.12 \pm 0.12	0.11 \pm 0.11	0.00 \pm 0.00
24:0	0.00 \pm 0.00	0.07 \pm 0.07	0.00 \pm 0.00	0.08 \pm 0.04	0.13 \pm 0.13	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00
ΣSFA	68.39\pm5.36	60.28\pm5.65	69.47\pm4.76	74.34\pm6.46	64.22\pm0.56	67.50\pm0.96	68.94\pm3.12
<i>Branched</i>							
14:0iso	0.18 \pm 0.03	0.26 \pm 0.07	0.19 \pm 0.02	0.07 \pm 0.05	0.17 \pm 0.01	0.24 \pm 0.03	0.13 \pm 0.08
15:0antiso	0.67 \pm 0.03	0.49 \pm 0.07	0.30 \pm 0.15	0.98 \pm 0.08	0.42 \pm 0.02	0.49 \pm 0.07	0.48 \pm 0.03
15:0iso	0.59 \pm 0.06	0.42 \pm 0.02	0.26 \pm 0.13	0.85 \pm 0.05	0.47 \pm 0.00	0.43 \pm 0.05	0.47 \pm 0.03
16:0iso	0.23 \pm 0.02	0.16 \pm 0.01	0.19 \pm 0.00	0.27 \pm 0.03	0.16 \pm 0.01	0.16 \pm 0.02	0.19 \pm 0.01
17:0antiso	0.27 \pm 0.05	0.13 \pm 0.01	0.18 \pm 0.04	0.24 \pm 0.02	0.15 \pm 0.01	0.18 \pm 0.02	0.27 \pm 0.04
17:0iso	2.35 \pm 0.23	3.25 \pm 0.44	2.76 \pm 0.31	1.81 \pm 0.07	2.51 \pm 0.04	2.29 \pm 0.13	2.49 \pm 0.09
18:0iso	0.03 \pm 0.02	0.00 \pm 0.00	0.06 \pm 0.02	0.05 \pm 0.01	0.07 \pm 0.02	0.09 \pm 0.04	0.03 \pm 0.01
ΣBFA	4.32\pm0.28	4.72\pm0.33	3.94\pm0.48	4.28\pm0.18	3.94\pm0.05	3.88\pm0.05	4.05\pm0.14
<i>Monounsaturated</i>							
16:1 ω 5	0.30 \pm 0.03	0.23 \pm 0.03	0.16 \pm 0.01	0.30 \pm 0.07	0.46 \pm 0.02	0.44 \pm 0.09	0.39 \pm 0.10
16:1 ω 7	8.51 \pm 2.21	12.04 \pm 2.72	9.30 \pm 2.53	5.47 \pm 2.25	14.34 \pm 0.19	11.63 \pm 0.72	9.92 \pm 1.61
16:1 ω 9	1.36 \pm 0.59	1.77 \pm 0.79	1.41 \pm 0.38	0.89 \pm 0.30	0.53 \pm 0.11	1.17 \pm 0.33	0.69 \pm 0.09
17:1 ω 7	0.17 \pm 0.02	0.13 \pm 0.01	0.15 \pm 0.02	0.18 \pm 0.02	0.11 \pm 0.04	0.15 \pm 0.01	0.08 \pm 0.04
17:1 ω 9	0.04 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.01 \pm 0.01	0.07 \pm 0.03	0.06 \pm 0.06	0.06 \pm 0.03	0.08 \pm 0.08
18:1 ω 7	2.16 \pm 0.48	2.01 \pm 0.57	1.30 \pm 0.33	1.22 \pm 0.57	1.66 \pm 0.09	1.67 \pm 0.25	1.57 \pm 0.31
18:1 ω 9	2.33 \pm 0.52	2.68 \pm 0.72	2.65 \pm 0.56	4.84 \pm 2.81	2.70 \pm 0.24	2.41 \pm 0.10	3.17 \pm 0.47
20:1 ω 11	0.09 \pm 0.02	0.34 \pm 0.23	0.17 \pm 0.04	0.50 \pm 0.16	0.23 \pm 0.06	0.21 \pm 0.12	0.32 \pm 0.17
20:1 ω 9	0.07 \pm 0.02	0.08 \pm 0.04	0.09 \pm 0.01	0.17 \pm 0.08	0.18 \pm 0.12	0.20 \pm 0.12	0.24 \pm 0.19
22:1 ω 11	0.27 \pm 0.12	0.22 \pm 0.13	0.44 \pm 0.07	0.22 \pm 0.18	0.21 \pm 0.08	0.28 \pm 0.02	0.41 \pm 0.03
22:1 ω 9	0.42 \pm 0.13	0.50 \pm 0.28	0.38 \pm 0.20	0.47 \pm 0.12	0.45 \pm 0.05	0.17 \pm 0.06	0.33 \pm 0.08
ΣMUFA	14.36\pm3.28	18.24\pm3.06	14.66\pm3.25	13.45\pm5.44	20.40\pm0.07	17.21\pm1.12	16.52\pm2.45
<i>Polynunsaturated</i>							
16:2 ω 4	0.86 \pm 0.25	1.44 \pm 0.39	0.74 \pm 0.22	0.31 \pm 0.14	0.93 \pm 0.04	0.70 \pm 0.04	0.61 \pm 0.11
16:2 ω 6	0.19 \pm 0.07	0.33 \pm 0.11	0.21 \pm 0.04	0.03 \pm 0.03	0.09 \pm 0.01	0.14 \pm 0.04	0.18 \pm 0.06
16:3 ω 4	1.27 \pm 0.39	2.10 \pm 0.57	0.93 \pm 0.30	0.41 \pm 0.17	1.31 \pm 0.01	0.92 \pm 0.12	0.81 \pm 0.15
16:4 ω 1	1.08 \pm 0.19	1.63 \pm 0.38	1.10 \pm 0.22	0.59 \pm 0.20	1.19 \pm 0.00	1.13 \pm 0.06	0.95 \pm 0.23
16:4 ω 3	0.53 \pm 0.09	0.41 \pm 0.06	0.64 \pm 0.13	0.39 \pm 0.07	0.36 \pm 0.05	0.55 \pm 0.03	0.36 \pm 0.03
17:2 ω 5	0.06 \pm 0.02	0.12 \pm 0.02	0.06 \pm 0.01	0.02 \pm 0.01	0.08 \pm 0.01	0.07 \pm 0.02	0.04 \pm 0.02
18:2 ω 6	1.42 \pm 0.20	1.51 \pm 0.32	1.30 \pm 0.36	1.16 \pm 0.13	1.22 \pm 0.04	1.20 \pm 0.14	1.23 \pm 0.41
18:3 ω 3	0.25 \pm 0.03	0.27 \pm 0.06	0.28 \pm 0.07	0.22 \pm 0.07	0.45 \pm 0.03	0.45 \pm 0.02	0.32 \pm 0.10
18:3 ω 6	0.16 \pm 0.10	0.23 \pm 0.12	0.09 \pm 0.02	0.03 \pm 0.00	0.05 \pm 0.03	0.17 \pm 0.09	0.05 \pm 0.01
18:4 ω 3	1.02 \pm 0.21	1.15 \pm 0.25	1.05 \pm 0.37	0.54 \pm 0.16	1.51 \pm 0.07	1.17 \pm 0.01	1.19 \pm 0.33
20:2 ω 6	0.04 \pm 0.02	0.02 \pm 0.02	0.05 \pm 0.04	0.03 \pm 0.02	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00
20:3 ω 3	0.11 \pm 0.05	0.11 \pm 0.03	0.17 \pm 0.05	0.54 \pm 0.19	0.08 \pm 0.04	0.08 \pm 0.05	0.10 \pm 0.06
20:3 ω 6	0.02 \pm 0.01	0.03 \pm 0.01	0.04 \pm 0.02	0.06 \pm 0.01	0.03 \pm 0.01	0.13 \pm 0.06	0.02 \pm 0.01
20:4 ω 3	0.00 \pm 0.00	0.03 \pm 0.03	0.03 \pm 0.02	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00
20:4 ω 6	0.52 \pm 0.04	0.40 \pm 0.09	0.32 \pm 0.07	0.58 \pm 0.11	0.37 \pm 0.16	0.43 \pm 0.04	0.50 \pm 0.02
20:5 ω 3	2.97 \pm 0.68	4.07 \pm 0.54	2.29 \pm 0.51	1.31 \pm 0.26	2.75 \pm 0.14	2.42 \pm 0.21	2.45 \pm 0.04
22:5 ω 3	0.03 \pm 0.02	0.02 \pm 0.01	0.07 \pm 0.05	0.00 \pm 0.00	0.02 \pm 0.01	0.05 \pm 0.02	0.05 \pm 0.05
22:6 ω 3	0.64 \pm 0.20	0.98 \pm 0.29	0.82 \pm 0.22	0.53 \pm 0.09	0.31 \pm 0.16	0.37 \pm 0.05	0.61 \pm 0.10
ΣPUFA	12.65\pm1.48	16.38\pm1.82	11.55\pm1.38	7.97\pm0.93	11.97\pm0.65	11.17\pm0.04	10.73\pm0.79
<i>Others</i>							
ΣCyclopropanes	0.38\pm0.11	0.13\pm0.04	0.33\pm0.15	0.26\pm0.04	0.15\pm0.01	0.26\pm0.07	0.31\pm0.01
<i>Total FA concentration</i>							
μg FA/ L	7.71\pm0.22	8.33\pm0.29	9.16\pm0.11	10.69\pm1.65	11.08\pm0.13	10.97\pm0.22	9.11\pm0.22
μg FA/g POM	0.59\pm0.11	0.69\pm0.14	0.74\pm0.08	0.52\pm0.05	0.62\pm0.08	0.64\pm0.08	0.06\pm0.05

Annexe 8 Abondance relative (%) des acides gras (\pm SE, n=4) de la matière organique particulaire (0,7-20 μ m) des 16 dates d'échantillonnage en 2014.

FAs relative contribution (%)	12/05/14	18/05/14	28/05/14	11/06/14	17/06/14	27/06/2014	12/07/2014	18/07/2014
Saturated								
12:0	0,67 ± 0,070	0,87 ± 0,603	0,67 ± 0,102	0,93 ± 0,252	1,71 ± 0,703	0,74 ± 0,088	0,52 ± 0,068	1,14 ± 0,103
13:0	0,14 ± 0,015	0,06 ± 0,016	0,12 ± 0,017	0,19 ± 0,022	0,10 ± 0,016	0,12 ± 0,013	0,14 ± 0,012	0,13 ± 0,023
14:0	8,58 ± 0,497	9,86 ± 1,397	8,20 ± 0,380	8,53 ± 0,546	16,00 ± 1,891	10,26 ± 0,519	9,55 ± 0,592	8,35 ± 0,199
15:0	1,39 ± 0,095	0,99 ± 0,062	1,08 ± 0,111	1,81 ± 0,138	1,09 ± 0,056	1,05 ± 0,030	1,53 ± 0,187	1,32 ± 0,072
16:0	32,86 ± 0,749	34,43 ± 1,555	37,80 ± 1,402	43,25 ± 1,166	23,93 ± 1,215	28,99 ± 1,067	37,90 ± 2,449	31,83 ± 2,185
17:0	0,76 ± 0,045	0,39 ± 0,028	0,63 ± 0,062	1,08 ± 0,074	0,70 ± 0,042	0,65 ± 0,020	0,65 ± 0,043	0,89 ± 0,049
18:0	17,14 ± 0,486	22,21 ± 2,447	18,44 ± 3,562	21,45 ± 1,484	17,08 ± 1,048	15,79 ± 0,958	14,27 ± 1,953	22,82 ± 1,630
19:0	0,14 ± 0,009	0,13 ± 0,049	0,09 ± 0,007	0,18 ± 0,025	0,16 ± 0,012	0,09 ± 0,010	0,10 ± 0,004	0,12 ± 0,015
20:0	0,55 ± 0,074	0,22 ± 0,022	0,39 ± 0,024	0,60 ± 0,037	0,49 ± 0,026	0,39 ± 0,020	0,31 ± 0,019	0,45 ± 0,052
21:0	0,19 ± 0,040	0,09 ± 0,011	0,10 ± 0,017	0,16 ± 0,021	0,13 ± 0,044	0,10 ± 0,030	0,10 ± 0,011	0,14 ± 0,018
22:0	0,33 ± 0,072	0,23 ± 0,061	0,22 ± 0,021	0,36 ± 0,040	0,38 ± 0,016	0,25 ± 0,023	0,25 ± 0,023	0,31 ± 0,051
24:0	0,55 ± 0,114	0,19 ± 0,017	0,49 ± 0,038	0,59 ± 0,048	0,33 ± 0,048	0,32 ± 0,032	0,46 ± 0,064	0,38 ± 0,061
25:0	0,15 ± 0,037	0,06 ± 0,010	0,14 ± 0,015	0,07 ± 0,014	0,07 ± 0,017	0,08 ± 0,021	0,13 ± 0,030	0,10 ± 0,006
Σ Mean SFA	63,45 ± 2,704	69,74 ± 3,000	68,36 ± 3,079	79,21 ± 3,515	62,17 ± 2,304	58,83 ± 2,443	65,90 ± 2,996	67,98 ± 2,834
Branched								
13:0iso	0,09 ± 0,004	0,07 ± 0,015	0,12 ± 0,016	0,15 ± 0,021	0,09 ± 0,019	0,15 ± 0,018	0,07 ± 0,005	0,16 ± 0,039
14:0iso	0,28 ± 0,009	0,16 ± 0,032	0,22 ± 0,022	0,30 ± 0,032	0,24 ± 0,019	0,40 ± 0,032	0,27 ± 0,013	0,34 ± 0,052
15:0iso	0,98 ± 0,034	0,72 ± 0,107	0,69 ± 0,077	0,86 ± 0,086	0,83 ± 0,029	0,98 ± 0,059	0,76 ± 0,053	1,04 ± 0,138
15:0anteiso	0,83 ± 0,038	0,50 ± 0,067	0,57 ± 0,068	0,81 ± 0,061	0,57 ± 0,034	0,68 ± 0,033	0,74 ± 0,062	0,74 ± 0,082
16:0iso	0,29 ± 0,035	0,14 ± 0,013	0,18 ± 0,015	0,25 ± 0,028	0,29 ± 0,012	0,24 ± 0,007	0,27 ± 0,014	0,32 ± 0,026
17:0iso	1,60 ± 0,055	0,58 ± 0,022	1,05 ± 0,083	1,34 ± 0,101	1,05 ± 0,030	0,90 ± 0,047	0,91 ± 0,032	1,42 ± 0,042
17:0anteiso	0,15 ± 0,019	0,10 ± 0,011	0,13 ± 0,009	0,21 ± 0,010	0,18 ± 0,015	0,15 ± 0,014	0,15 ± 0,008	0,20 ± 0,006
18:0iso	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
Σ Mean BFA	4,22 ± 0,197	2,27 ± 0,096	2,95 ± 0,128	3,92 ± 0,163	3,24 ± 0,132	3,50 ± 0,131	3,16 ± 0,124	4,21 ± 0,174
Monounsaturated								
16:1w5	0,47 ± 0,026	0,23 ± 0,016	0,45 ± 0,108	0,76 ± 0,087	0,57 ± 0,047	0,43 ± 0,016	0,32 ± 0,035	0,59 ± 0,074
16:1w7	7,74 ± 0,172	8,62 ± 1,020	4,61 ± 0,447	3,44 ± 0,587	9,26 ± 1,192	8,10 ± 0,617	6,85 ± 1,073	5,75 ± 0,641
16:1w9	1,22 ± 0,105	0,56 ± 0,070	1,56 ± 0,359	1,75 ± 0,246	0,92 ± 0,122	1,74 ± 0,145	2,16 ± 0,458	1,24 ± 0,184
17:1w9	0,20 ± 0,020	0,03 ± 0,004	0,22 ± 0,064	0,08 ± 0,045	0,20 ± 0,080	0,13 ± 0,032	0,26 ± 0,052	0,15 ± 0,050
17:1w7	0,20 ± 0,004	0,12 ± 0,011	0,20 ± 0,033	0,11 ± 0,018	0,23 ± 0,030	0,21 ± 0,031	0,17 ± 0,035	0,18 ± 0,014
18:1w7	3,78 ± 0,201	2,11 ± 0,222	3,01 ± 0,320	2,62 ± 0,434	3,45 ± 0,712	4,32 ± 0,339	2,66 ± 0,312	3,32 ± 0,445
18:1w9	5,12 ± 0,489	3,70 ± 0,429	6,20 ± 1,099	3,51 ± 0,483	3,49 ± 0,453	5,79 ± 0,344	5,14 ± 0,622	3,00 ± 0,440
20:1w7	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
20:1w9	0,10 ± 0,009	0,06 ± 0,019	0,11 ± 0,020	0,12 ± 0,016	0,15 ± 0,045	0,08 ± 0,008	0,08 ± 0,011	0,09 ± 0,019
20:1w11	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
22:1w9	0,21 ± 0,007	0,10 ± 0,017	0,19 ± 0,015	0,18 ± 0,011	0,21 ± 0,021	0,20 ± 0,040	0,22 ± 0,028	0,23 ± 0,018
Σ Mean MUFA	19,04 ± 0,793	15,53 ± 0,803	16,56 ± 0,651	12,55 ± 0,430	18,48 ± 0,853	21,00 ± 0,858	17,86 ± 0,716	14,57 ± 0,571
Polyunsaturated								
16:2w4	0,53 ± 0,036	0,91 ± 0,151	0,29 ± 0,042	0,15 ± 0,020	1,02 ± 0,115	0,41 ± 0,035	0,36 ± 0,065	0,44 ± 0,067
16:2w6	0,10 ± 0,039	0,14 ± 0,020	0,12 ± 0,018	0,07 ± 0,024	0,33 ± 0,042	0,15 ± 0,034	0,13 ± 0,026	0,15 ± 0,040
16:3w3	0,10 ± 0,011	0,06 ± 0,019	0,14 ± 0,023	0,14 ± 0,028	0,16 ± 0,024	0,20 ± 0,018	0,25 ± 0,032	0,39 ± 0,077
16:3w4	0,19 ± 0,013	0,52 ± 0,098	0,15 ± 0,020	0,36 ± 0,048	0,56 ± 0,082	0,13 ± 0,005	0,23 ± 0,058	0,24 ± 0,071
16:4w3	1,27 ± 0,026	0,39 ± 0,071	0,96 ± 0,162	0,58 ± 0,039	0,77 ± 0,028	1,67 ± 0,050	1,27 ± 0,152	1,30 ± 0,244
16:4w1	0,65 ± 0,030	1,10 ± 0,216	0,32 ± 0,022	0,10 ± 0,010	1,01 ± 0,181	0,44 ± 0,031	0,51 ± 0,058	0,49 ± 0,034
18:2w9	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
18:2w6	2,32 ± 0,704	0,99 ± 0,136	2,04 ± 0,431	0,80 ± 0,094	1,15 ± 0,128	1,90 ± 0,087	1,42 ± 0,151	1,07 ± 0,140
18:2w3	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
18:3w3	1,79 ± 0,202	1,06 ± 0,202	2,68 ± 0,497	0,71 ± 0,078	1,28 ± 0,184	2,66 ± 0,064	1,99 ± 0,224	1,65 ± 0,400
18:3w6	0,14 ± 0,009	0,28 ± 0,100	0,08 ± 0,010	0,05 ± 0,013	0,26 ± 0,020	0,24 ± 0,018	0,18 ± 0,019	0,12 ± 0,029
18:4w3	2,94 ± 0,042	3,04 ± 0,668	2,81 ± 0,550	0,57 ± 0,095	2,43 ± 0,321	3,51 ± 0,066	2,42 ± 0,292	2,97 ± 0,742
20:2w9	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
20:3w6	0,07 ± 0,009	0,10 ± 0,039	0,08 ± 0,014	0,06 ± 0,006	0,10 ± 0,025	0,12 ± 0,012	0,08 ± 0,014	0,11 ± 0,019
20:4w3	0,20 ± 0,015	0,15 ± 0,026	0,18 ± 0,015	0,15 ± 0,015	0,22 ± 0,037	0,22 ± 0,017	0,17 ± 0,016	0,20 ± 0,009
20:4w6	0,17 ± 0,012	0,17 ± 0,022	0,13 ± 0,013	0,07 ± 0,008	0,63 ± 0,068	0,44 ± 0,026	0,37 ± 0,087	0,29 ± 0,049
20:5w3	1,75 ± 0,129	2,54 ± 0,605	1,20 ± 0,169	0,29 ± 0,022	4,18 ± 0,455	2,66 ± 0,153	2,40 ± 0,371	2,19 ± 0,470
21:5w3	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
22:5w3	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
22:6w3	1,07 ± 0,107	1,00 ± 0,250	0,94 ± 0,138	0,21 ± 0,020	2,01 ± 0,165	1,92 ± 0,126	1,31 ± 0,172	1,62 ± 0,443
Σ Mean PUFA	13,30 ± 0,199	12,46 ± 0,190	12,13 ± 0,201	4,31 ± 0,057	16,10 ± 0,235	16,67 ± 0,248	13,08 ± 0,185	13,24 ± 0,191
Σ Mean EFA	2,99 ± 0,083	3,72 ± 0,293	2,27 ± 0,107	0,57 ± 0,016	6,82 ± 0,229	5,02 ± 0,101	4,08 ± 0,210	4,11 ± 0,321
Sum w								
w3	9,11 ± 0,323	8,25 ± 0,353	8,91 ± 0,340	2,66 ± 0,084	11,05 ± 0,441	12,84 ± 0,428	9,80 ± 0,322	10,32 ± 0,337
w6	2,81 ± 0,440	1,68 ± 0,167	2,46 ± 0,387	1,05 ± 0,148	2,47 ± 0,185	2,85 ± 0,337	2,19 ± 0,251	1,75 ± 0,183
Ratio								
16:1w7/16:0	0,24 ± 0,460	0,25 ± 1,288	0,12 ± 0,785	0,08 ± 0,785	0,39 ± 0,785	0,28 ± 0,785	0,18 ± 0,785	0,18 ± 0,785
w3/w6	3,24 ± 0,382	4,91 ± 0,260	3,62 ± 0,364	2,54 ± 0,116	4,47 ± 0,313	4,50 ± 0,383	4,48 ± 0,287	5,91 ± 0,260
(16:4w3+18:3w3)/w3	0,34 ± 0,026	0,18 ± 0,071	0,41 ± 0,162	0,49 ± 0,039	0,19 ± 0,028	0,34 ± 0,050	0,33 ± 0,152	0,29 ± 0,242

Annexe 8 (suite) Abondance relative (%) des acides gras (\pm SE, n=4) de la matière organique particulaire (0,7-20 μ m) des 16 dates d'échantillonnage en 2014.

FAs relative contribution (%)	29/07/2014	09/08/14	15/08/14	27/08/14	07/09/14	13/09/14	23/09/14	10/10/14
Saturated								
12:0	0,62 ± 0,118	0,73 ± 0,061	1,79 ± 1,261	0,45 ± 0,088	1,52 ± 0,556	0,59 ± 0,061	0,39 ± 0,125	0,94 ± 0,633
13:0	0,11 ± 0,020	0,13 ± 0,022	0,08 ± 0,019	0,07 ± 0,012	0,12 ± 0,012	0,12 ± 0,025	0,08 ± 0,018	0,08 ± 0,028
14:0	11,98 ± 0,323	10,39 ± 0,248	8,94 ± 1,209	8,34 ± 1,362	12,33 ± 0,224	13,13 ± 2,560	6,00 ± 0,940	5,47 ± 0,797
15:0	1,01 ± 0,041	1,08 ± 0,054	0,85 ± 0,083	0,98 ± 0,205	1,15 ± 0,065	1,20 ± 0,254	0,93 ± 0,139	1,01 ± 0,106
16:0	33,85 ± 0,955	44,48 ± 1,540	38,23 ± 0,565	39,71 ± 2,540	33,19 ± 1,989	35,14 ± 4,079	43,14 ± 1,736	45,91 ± 2,565
17:0	0,68 ± 0,023	0,75 ± 0,034	0,50 ± 0,046	0,52 ± 0,060	0,63 ± 0,063	0,49 ± 0,062	0,51 ± 0,054	0,56 ± 0,049
18:0	19,42 ± 1,344	27,23 ± 1,186	24,66 ± 3,922	14,40 ± 3,274	13,87 ± 1,601	11,65 ± 5,000	17,79 ± 2,993	14,31 ± 1,516
19:0	0,11 ± 0,010	0,16 ± 0,076	0,06 ± 0,006	0,08 ± 0,012	0,09 ± 0,010	0,07 ± 0,012	0,06 ± 0,012	0,08 ± 0,017
20:0	0,51 ± 0,036	0,41 ± 0,097	0,30 ± 0,018	0,28 ± 0,021	0,33 ± 0,017	0,21 ± 0,028	0,24 ± 0,036	0,25 ± 0,028
21:0	0,13 ± 0,012	0,19 ± 0,028	0,08 ± 0,009	0,07 ± 0,014	0,10 ± 0,026	0,05 ± 0,021	0,06 ± 0,013	0,05 ± 0,009
22:0	0,33 ± 0,047	0,31 ± 0,026	0,16 ± 0,012	0,20 ± 0,017	0,23 ± 0,017	0,22 ± 0,050	0,16 ± 0,029	0,18 ± 0,026
24:0	0,40 ± 0,048	0,42 ± 0,044	0,28 ± 0,030	0,32 ± 0,029	0,28 ± 0,039	0,24 ± 0,050	0,38 ± 0,086	0,33 ± 0,030
25:0	0,09 ± 0,029	0,04 ± 0,005	0,06 ± 0,008	0,10 ± 0,004	0,08 ± 0,007	0,05 ± 0,011	0,16 ± 0,025	0,13 ± 0,017
Σ Mean SFA	69,24 ± 2,887	86,33 ± 3,804	75,99 ± 3,311	65,53 ± 3,127	63,92 ± 2,698	63,18 ± 2,817	69,90 ± 3,434	69,29 ± 3,558
Branched								
13:0iso	0,07 ± 0,028	0,08 ± 0,007	0,05 ± 0,008	0,04 ± 0,006	0,09 ± 0,005	0,10 ± 0,023	0,08 ± 0,022	0,03 ± 0,010
14:0iso	0,16 ± 0,013	0,24 ± 0,014	0,16 ± 0,021	0,15 ± 0,024	0,27 ± 0,017	0,27 ± 0,051	0,40 ± 0,062	0,12 ± 0,021
15:0iso	0,50 ± 0,018	0,74 ± 0,050	0,49 ± 0,042	0,56 ± 0,084	0,79 ± 0,066	0,70 ± 0,144	0,75 ± 0,100	0,43 ± 0,049
15:0anteiso	0,41 ± 0,019	0,54 ± 0,029	0,38 ± 0,035	0,46 ± 0,075	0,61 ± 0,061	0,55 ± 0,117	0,47 ± 0,055	0,39 ± 0,041
16:0iso	0,19 ± 0,013	0,20 ± 0,019	0,14 ± 0,005	0,19 ± 0,042	0,21 ± 0,016	0,20 ± 0,043	0,19 ± 0,029	0,19 ± 0,026
17:0iso	1,11 ± 0,027	0,94 ± 0,056	0,73 ± 0,078	0,81 ± 0,120	1,17 ± 0,076	0,82 ± 0,146	0,79 ± 0,104	0,74 ± 0,066
17:0anteiso	0,15 ± 0,006	0,18 ± 0,022	0,10 ± 0,013	0,10 ± 0,009	0,15 ± 0,016	0,12 ± 0,027	0,09 ± 0,019	0,09 ± 0,012
18:0iso	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
Σ Mean BFA	2,59 ± 0,126	2,92 ± 0,119	2,05 ± 0,089	2,31 ± 0,103	3,30 ± 0,144	2,77 ± 0,108	2,77 ± 0,108	1,99 ± 0,090
Monounsaturated								
16:1w5	0,41 ± 0,029	0,40 ± 0,032	0,23 ± 0,043	0,26 ± 0,041	0,30 ± 0,040	0,30 ± 0,050	0,21 ± 0,023	0,28 ± 0,027
16:1w7	6,36 ± 0,411	2,41 ± 0,950	5,87 ± 0,584	7,71 ± 1,169	7,48 ± 0,749	9,16 ± 1,652	4,28 ± 0,551	5,79 ± 0,547
16:1w9	0,91 ± 0,067	0,55 ± 0,110	0,62 ± 0,071	0,88 ± 0,194	0,88 ± 0,099	1,15 ± 0,233	0,83 ± 0,088	0,96 ± 0,140
17:1w9	0,12 ± 0,033	0,06 ± 0,041	0,07 ± 0,013	0,07 ± 0,017	0,04 ± 0,005	0,08 ± 0,017	0,05 ± 0,009	0,09 ± 0,025
17:1w7	0,15 ± 0,012	0,11 ± 0,025	0,13 ± 0,019	0,19 ± 0,019	0,23 ± 0,030	0,23 ± 0,051	0,16 ± 0,025	0,14 ± 0,035
18:1w7	2,14 ± 0,069	1,24 ± 0,476	2,42 ± 0,237	3,29 ± 0,585	3,93 ± 0,493	3,33 ± 0,645	3,62 ± 0,442	2,40 ± 0,292
18:1w9	3,81 ± 0,176	1,87 ± 0,675	4,94 ± 0,476	4,54 ± 0,662	5,01 ± 0,521	4,95 ± 0,855	4,46 ± 0,766	4,49 ± 0,560
20:1w7	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
20:1w9	0,08 ± 0,020	0,15 ± 0,032	0,05 ± 0,012	0,07 ± 0,010	0,06 ± 0,006	0,04 ± 0,014	0,07 ± 0,010	0,05 ± 0,009
20:1w11	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
22:1w9	0,28 ± 0,014	0,13 ± 0,032	0,08 ± 0,013	0,14 ± 0,012	0,23 ± 0,027	0,14 ± 0,028	0,20 ± 0,060	0,14 ± 0,021
Σ Mean MUFA	14,26 ± 0,619	6,92 ± 0,252	14,41 ± 0,649	17,16 ± 0,769	18,17 ± 0,784	19,39 ± 0,889	13,87 ± 0,561	14,35 ± 0,616
Polysaturated								
16:2w4	0,47 ± 0,048	0,16 ± 0,048	0,29 ± 0,029	0,57 ± 0,091	0,66 ± 0,070	0,68 ± 0,122	0,19 ± 0,028	0,29 ± 0,032
16:2w6	0,19 ± 0,009	0,12 ± 0,036	0,10 ± 0,018	0,15 ± 0,022	0,20 ± 0,026	0,23 ± 0,035	0,09 ± 0,009	0,10 ± 0,010
16:3w3	0,18 ± 0,029	0,14 ± 0,026	0,14 ± 0,015	0,16 ± 0,031	0,21 ± 0,037	0,19 ± 0,033	0,24 ± 0,028	0,29 ± 0,037
16:3w4	0,29 ± 0,056	0,27 ± 0,066	0,21 ± 0,023	0,50 ± 0,073	0,29 ± 0,039	0,45 ± 0,094	0,07 ± 0,011	0,24 ± 0,032
16:4w3	1,28 ± 0,062	0,41 ± 0,030	0,42 ± 0,053	1,04 ± 0,144	1,23 ± 0,115	0,72 ± 0,095	1,39 ± 0,164	1,20 ± 0,107
16:4w1	0,53 ± 0,050	0,19 ± 0,049	0,33 ± 0,037	0,84 ± 0,113	0,70 ± 0,056	0,66 ± 0,140	0,20 ± 0,031	0,39 ± 0,042
18:2w9	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
18:2w6	2,03 ± 0,121	0,65 ± 0,222	1,31 ± 0,101	1,66 ± 0,222	1,82 ± 0,217	1,49 ± 0,203	1,63 ± 0,177	1,56 ± 0,151
18:2w3	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
18:3w3	1,86 ± 0,156	0,45 ± 0,135	1,56 ± 0,137	2,00 ± 0,326	1,59 ± 0,205	1,67 ± 0,199	2,33 ± 0,263	2,52 ± 0,214
18:3w6	0,20 ± 0,020	0,06 ± 0,030	0,09 ± 0,009	0,20 ± 0,034	0,27 ± 0,035	0,32 ± 0,046	0,15 ± 0,016	0,13 ± 0,024
18:4w3	2,53 ± 0,221	0,39 ± 0,107	1,38 ± 0,123	3,01 ± 0,513	2,64 ± 0,317	2,78 ± 0,363	2,88 ± 0,344	3,49 ± 0,300
20:2w9	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
20:3w6	0,10 ± 0,012	0,06 ± 0,009	0,06 ± 0,011	0,08 ± 0,023	0,09 ± 0,025	0,09 ± 0,018	0,06 ± 0,015	0,09 ± 0,019
20:4w3	0,21 ± 0,013	0,21 ± 0,018	0,12 ± 0,012	0,16 ± 0,016	0,22 ± 0,020	0,18 ± 0,035	0,16 ± 0,019	0,17 ± 0,036
20:4w6	0,29 ± 0,027	0,08 ± 0,018	0,12 ± 0,010	0,30 ± 0,071	0,50 ± 0,088	0,55 ± 0,132	0,22 ± 0,025	0,27 ± 0,037
20:5w3	2,12 ± 0,229	0,46 ± 0,118	0,97 ± 0,091	2,90 ± 0,625	2,59 ± 0,392	3,09 ± 0,571	1,90 ± 0,211	2,18 ± 0,284
21:5w3	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
22:5w3	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
22:6w3	1,65 ± 0,220	0,18 ± 0,072	0,45 ± 0,045	1,43 ± 0,322	1,59 ± 0,230	1,57 ± 0,254	1,94 ± 0,178	1,44 ± 0,128
Σ Mean PUFA	13,91 ± 0,192	3,83 ± 0,042	7,54 ± 0,113	15,00 ± 0,215	14,61 ± 0,195	14,67 ± 0,206	13,46 ± 0,211	14,36 ± 0,226
Σ Mean EFA	4,06 ± 0,159	0,72 ± 0,069	1,55 ± 0,049	4,63 ± 0,339	4,69 ± 0,237	5,22 ± 0,319	4,06 ± 0,138	3,89 ± 0,150
Sum w								
w3	9,82 ± 0,318	2,24 ± 0,060	5,04 ± 0,187	10,71 ± 0,383	10,07 ± 0,337	10,20 ± 0,376	10,84 ± 0,355	11,29 ± 0,397
w6	2,80 ± 0,368	0,96 ± 0,115	1,67 ± 0,244	2,39 ± 0,296	2,88 ± 0,319	2,68 ± 0,251	2,15 ± 0,302	2,14 ± 0,284
Ratio								
16:1w7/16:0	0,19 ± 0,785	0,05 ± 0,785	0,15 ± 0,785	0,19 ± 0,785	0,23 ± 0,785	0,26 ± 0,785	0,10 ± 0,785	0,13 ± 0,785
w3/w6	3,51 ± 0,343	2,33 ± 0,088	3,01 ± 0,216	4,47 ± 0,340	3,50 ± 0,328	3,81 ± 0,314	5,04 ± 0,329	5,27 ± 0,340
(16:4w3+18:3w3)/w3	0,32 ± 0,062	0,38 ± 0,030	0,39 ± 0,053	0,28 ± 0,144	0,28 ± 0,115	0,23 ± 0,095	0,34 ± 0,164	0,33 ± 0,107

Annexe 9 Abondance relative (%) des acides gras (\pm SE, n=4) de la matière organique benthique des 16 dates d'échantillonnage en 2014.

FAs relative contribution (%)	12/05/14	18/05/14	28/05/14	11/06/14	17/06/14	27/06/2014	12/07/2014	18/07/2014
Saturated								
12:0	0,58 ± 0,257	0,31 ± 0,064	1,39 ± 1,049	2,36 ± 1,880	0,33 ± 0,119	0,22 ± 0,075	0,36 ± 0,148	0,53 ± 0,283
13:0	0,06 ± 0,003	0,08 ± 0,011	0,05 ± 0,019	0,09 ± 0,015	0,05 ± 0,011	0,07 ± 0,005	0,07 ± 0,015	0,08 ± 0,003
14:0	4,18 ± 0,143	4,12 ± 0,262	4,14 ± 0,527	4,62 ± 0,774	3,83 ± 0,200	3,69 ± 0,068	4,55 ± 0,649	3,91 ± 0,490
15:0	1,80 ± 0,076	2,75 ± 0,476	1,45 ± 0,487	2,77 ± 0,272	1,87 ± 0,361	2,73 ± 0,371	2,72 ± 0,248	2,94 ± 0,196
16:0	20,76 ± 0,735	21,55 ± 0,628	21,09 ± 1,087	24,30 ± 0,223	24,53 ± 0,797	24,90 ± 1,185	26,91 ± 0,391	23,91 ± 0,584
17:0	0,49 ± 0,014	0,73 ± 0,091	0,42 ± 0,109	0,77 ± 0,089	0,56 ± 0,084	0,67 ± 0,096	0,56 ± 0,027	0,67 ± 0,045
18:0	2,53 ± 0,207	3,28 ± 0,433	2,83 ± 0,511	3,75 ± 0,616	2,96 ± 0,282	2,60 ± 0,224	2,33 ± 0,308	2,58 ± 0,357
19:0	0,10 ± 0,019	0,14 ± 0,046	0,06 ± 0,020	0,10 ± 0,012	0,06 ± 0,011	0,09 ± 0,014	0,05 ± 0,010	0,08 ± 0,013
20:0	0,23 ± 0,028	0,26 ± 0,015	0,19 ± 0,023	0,28 ± 0,035	0,20 ± 0,023	0,21 ± 0,027	0,16 ± 0,024	0,19 ± 0,021
21:0	0,09 ± 0,012	0,14 ± 0,036	0,07 ± 0,022	0,25 ± 0,030	0,14 ± 0,071	0,06 ± 0,033	0,06 ± 0,036	0,16 ± 0,046
22:0	0,33 ± 0,055	0,41 ± 0,063	0,26 ± 0,027	0,50 ± 0,048	0,32 ± 0,058	0,30 ± 0,049	0,22 ± 0,032	0,31 ± 0,058
24:0	0,47 ± 0,110	0,52 ± 0,064	0,35 ± 0,029	0,49 ± 0,020	0,36 ± 0,042	0,34 ± 0,024	0,25 ± 0,031	0,37 ± 0,046
25:0	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
Σ Mean SFA	31,61 ± 1,565	34,30 ± 1,622	32,30 ± 1,589	40,28 ± 1,818	35,22 ± 1,850	35,89 ± 1,877	38,22 ± 2,034	35,73 ± 1,800
Branched								
13:0iso	0,03 ± 0,003	0,05 ± 0,009	0,04 ± 0,009	0,06 ± 0,004	0,04 ± 0,005	0,03 ± 0,005	0,03 ± 0,010	0,04 ± 0,005
14:0iso	0,27 ± 0,061	0,33 ± 0,039	0,29 ± 0,061	0,33 ± 0,034	0,26 ± 0,016	0,23 ± 0,032	0,21 ± 0,035	0,29 ± 0,026
15:0iso	0,73 ± 0,058	1,14 ± 0,186	0,76 ± 0,106	1,07 ± 0,079	0,88 ± 0,113	0,76 ± 0,073	0,74 ± 0,091	0,91 ± 0,116
15:0anteiso	0,75 ± 0,076	1,28 ± 0,249	0,75 ± 0,171	1,21 ± 0,164	0,95 ± 0,169	0,88 ± 0,109	0,80 ± 0,114	1,04 ± 0,127
16:0iso	0,25 ± 0,019	0,40 ± 0,063	0,27 ± 0,031	0,36 ± 0,030	0,30 ± 0,046	0,24 ± 0,034	0,22 ± 0,018	0,33 ± 0,040
17:0iso	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
17:0anteiso	0,14 ± 0,013	0,22 ± 0,043	0,14 ± 0,023	0,23 ± 0,016	0,17 ± 0,030	0,16 ± 0,030	0,13 ± 0,012	0,19 ± 0,016
18:0iso	0,02 ± 0,003	0,03 ± 0,005	0,02 ± 0,005	0,03 ± 0,001	0,02 ± 0,006	0,01 ± 0,005	0,01 ± 0,004	0,02 ± 0,002
Σ Mean BFA	2,20 ± 0,108	3,43 ± 0,178	2,27 ± 0,110	3,28 ± 0,167	2,62 ± 0,135	2,32 ± 0,121	2,14 ± 0,114	2,81 ± 0,143
Monounsaturated								
16:1w5	0,47 ± 0,026	0,51 ± 0,019	0,47 ± 0,037	0,48 ± 0,039	0,45 ± 0,022	0,45 ± 0,039	0,39 ± 0,010	0,43 ± 0,018
16:1w7	29,61 ± 0,836	26,14 ± 1,846	29,81 ± 1,733	25,71 ± 2,296	31,80 ± 1,832	32,85 ± 1,971	34,09 ± 1,454	31,47 ± 1,758
16:1w9	0,31 ± 0,009	0,37 ± 0,026	0,29 ± 0,031	0,40 ± 0,036	0,34 ± 0,036	0,29 ± 0,049	0,23 ± 0,026	0,25 ± 0,029
17:1w9	1,10 ± 0,051	1,51 ± 0,329	0,80 ± 0,300	1,26 ± 0,107	0,91 ± 0,169	1,32 ± 0,247	1,06 ± 0,044	1,41 ± 0,115
17:1w7	0,43 ± 0,038	0,44 ± 0,070	0,31 ± 0,071	0,39 ± 0,029	0,32 ± 0,047	0,39 ± 0,057	0,32 ± 0,017	0,41 ± 0,015
18:1w7	3,64 ± 0,053	3,94 ± 0,110	3,50 ± 0,181	3,32 ± 0,189	3,25 ± 0,106	3,02 ± 0,231	2,49 ± 0,093	3,13 ± 0,054
18:1w9	2,68 ± 0,142	3,23 ± 0,301	2,95 ± 0,251	3,21 ± 0,227	3,47 ± 0,099	3,27 ± 0,230	2,79 ± 0,229	2,84 ± 0,098
20:1w7	0,35 ± 0,037	0,37 ± 0,077	0,24 ± 0,042	0,27 ± 0,038	0,21 ± 0,029	0,22 ± 0,042	0,17 ± 0,015	0,24 ± 0,025
20:1w9	0,11 ± 0,013	0,14 ± 0,030	0,11 ± 0,014	0,16 ± 0,033	0,13 ± 0,023	0,10 ± 0,016	0,08 ± 0,014	0,12 ± 0,008
20:1w11	0,22 ± 0,026	0,26 ± 0,076	0,17 ± 0,022	0,40 ± 0,100	0,22 ± 0,030	0,28 ± 0,070	0,14 ± 0,013	0,16 ± 0,016
22:1w9	0,07 ± 0,008	0,08 ± 0,014	0,07 ± 0,010	0,09 ± 0,004	0,08 ± 0,016	0,07 ± 0,006	0,06 ± 0,009	0,08 ± 0,009
Σ Mean MUFA	39,00 ± 2,630	37,00 ± 2,312	38,72 ± 2,654	35,70 ± 2,274	41,19 ± 2,830	42,26 ± 2,922	41,82 ± 3,043	40,55 ± 2,798
Polyunsaturated								
16:2w4	1,86 ± 0,104	1,68 ± 0,048	1,78 ± 0,056	1,31 ± 0,143	1,42 ± 0,039	1,26 ± 0,067	1,25 ± 0,091	1,19 ± 0,066
16:2w6	0,38 ± 0,013	0,40 ± 0,021	0,41 ± 0,011	0,37 ± 0,052	0,39 ± 0,011	0,34 ± 0,023	0,36 ± 0,035	0,38 ± 0,019
16:3w3	0,11 ± 0,021	0,10 ± 0,025	0,11 ± 0,022	0,23 ± 0,082	0,12 ± 0,020	0,09 ± 0,012	0,11 ± 0,031	0,17 ± 0,085
16:3w4	2,72 ± 0,087	2,79 ± 0,053	3,31 ± 0,157	2,28 ± 0,199	2,56 ± 0,064	2,27 ± 0,097	2,07 ± 0,135	2,10 ± 0,127
16:4w3	0,26 ± 0,015	0,26 ± 0,049	0,26 ± 0,052	0,32 ± 0,060	0,28 ± 0,013	0,22 ± 0,033	0,23 ± 0,044	0,21 ± 0,026
16:4w1	1,35 ± 0,126	1,12 ± 0,121	0,77 ± 0,088	0,56 ± 0,046	0,49 ± 0,030	0,52 ± 0,043	0,42 ± 0,045	0,42 ± 0,059
18:2w9	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,04 ± 0,026	0,00 ± 0,000
18:2w6	0,90 ± 0,043	0,86 ± 0,073	0,92 ± 0,082	0,92 ± 0,136	0,88 ± 0,063	0,76 ± 0,020	0,94 ± 0,123	0,92 ± 0,080
18:2w3	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,01 ± 0,006	0,00 ± 0,000
18:3w3	0,62 ± 0,139	0,57 ± 0,193	0,61 ± 0,141	0,77 ± 0,309	0,49 ± 0,097	0,31 ± 0,061	0,50 ± 0,140	0,68 ± 0,193
18:3w6	0,43 ± 0,014	0,35 ± 0,018	0,38 ± 0,019	0,36 ± 0,031	0,43 ± 0,018	0,47 ± 0,015	0,47 ± 0,023	0,46 ± 0,028
18:4w3	1,41 ± 0,153	1,06 ± 0,054	1,17 ± 0,113	0,85 ± 0,106	0,79 ± 0,056	0,76 ± 0,036	0,85 ± 0,053	0,93 ± 0,057
20:2w9	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,33 ± 0,238	0,00 ± 0,000
20:3w6	0,19 ± 0,006	0,22 ± 0,024	0,23 ± 0,029	0,25 ± 0,032	0,25 ± 0,029	0,23 ± 0,020	0,21 ± 0,026	0,31 ± 0,030
20:4w3	0,22 ± 0,020	0,27 ± 0,027	0,22 ± 0,010	0,29 ± 0,040	0,19 ± 0,018	0,20 ± 0,018	0,16 ± 0,017	0,20 ± 0,024
20:4w6	2,90 ± 0,149	3,30 ± 0,135	3,23 ± 0,161	3,22 ± 0,130	3,32 ± 0,268	3,23 ± 0,365	2,60 ± 0,235	3,86 ± 0,181
20:5w3	11,72 ± 0,848	10,64 ± 0,633	11,71 ± 0,674	7,74 ± 0,726	8,13 ± 0,867	7,76 ± 0,781	6,43 ± 0,529	7,96 ± 0,167
21:5w3	0,26 ± 0,155	0,15 ± 0,027	0,13 ± 0,033	0,16 ± 0,016	0,16 ± 0,102	0,10 ± 0,056	0,04 ± 0,015	0,15 ± 0,043
22:5w3	0,39 ± 0,047	0,36 ± 0,036	0,34 ± 0,032	0,31 ± 0,026	0,27 ± 0,038	0,28 ± 0,061	0,19 ± 0,030	0,27 ± 0,020
22:6w3	1,47 ± 0,165	1,14 ± 0,084	1,13 ± 0,091	0,81 ± 0,131	0,81 ± 0,131	0,76 ± 0,124	0,58 ± 0,092	0,70 ± 0,055
Σ Mean PUFA	27,19 ± 0,579	25,27 ± 0,533	26,71 ± 0,587	20,74 ± 0,396	20,97 ± 0,419	19,53 ± 0,400	17,81 ± 0,329	20,91 ± 0,416
Σ Mean EFA	16,09 ± 0,387	15,07 ± 0,284	16,07 ± 0,309	11,77 ± 0,329	12,26 ± 0,422	11,75 ± 0,423	9,61 ± 0,286	12,53 ± 0,135
Sum w								
w3	16,46 ± 1,131	14,55 ± 1,028	15,67 ± 1,134	11,47 ± 0,739	11,24 ± 0,783	10,46 ± 0,750	9,10 ± 0,620	11,26 ± 0,766
w6	4,80 ± 0,499	5,13 ± 0,578	5,18 ± 0,562	5,12 ± 0,560	5,27 ± 0,576	5,04 ± 0,564	4,59 ± 0,438	5,93 ± 0,678
Ratio								
16:1w7/16:0	1,43 ± 0,785	1,21 ± 1,237	1,41 ± 0,785	1,06 ± 0,785	1,30 ± 0,785	1,32 ± 0,785	1,27 ± 0,785	1,32 ± 0,785
w3/w6	3,43 ± 0,815	2,83 ± 0,803	3,02 ± 0,848	2,24 ± 0,650	2,13 ± 0,679	2,08 ± 0,657	1,98 ± 0,529	1,90 ± 0,722
(16:4w3+18:3w3)/w3	0,05 ± 0,015	0,06 ± 0,049	0,06 ± 0,052	0,09 ± 0,060	0,07 ± 0,013	0,05 ± 0,033	0,08 ± 0,044	0,08 ± 0,026

Annexe 9 (suite) Abondance relative (%) des acides gras (\pm SE, n=4) de la matière organique benthique des 16 dates d'échantillonnage en 2014.

FAs relative contribution (%)	29/07/2014	09/08/14	15/08/14	27/08/14	07/09/14	13/09/14	23/09/14	10/10/14
Saturated								
12:0	0,33 ± 0,027	0,18 ± 0,012	1,35 ± 0,886	0,49 ± 0,147	0,60 ± 0,143	0,47 ± 0,212	0,21 ± 0,029	0,42 ± 0,144
13:0	0,09 ± 0,013	0,10 ± 0,007	0,10 ± 0,005	0,11 ± 0,009	0,10 ± 0,009	0,10 ± 0,014	0,06 ± 0,009	0,09 ± 0,007
14:0	4,24 ± 0,284	4,08 ± 0,201	4,19 ± 0,197	4,16 ± 0,239	3,91 ± 0,174	4,61 ± 0,167	3,40 ± 0,171	3,88 ± 0,204
15:0	2,98 ± 0,480	3,33 ± 0,446	3,94 ± 0,436	4,52 ± 0,246	3,29 ± 0,304	3,96 ± 0,543	3,40 ± 0,838	3,63 ± 0,166
16:0	27,37 ± 1,641	27,32 ± 1,189	22,98 ± 0,791	23,97 ± 0,453	23,61 ± 0,478	26,55 ± 1,403	23,00 ± 1,120	23,69 ± 1,061
17:0	0,66 ± 0,109	0,70 ± 0,080	0,77 ± 0,081	0,86 ± 0,037	0,77 ± 0,059	0,84 ± 0,084	0,82 ± 0,089	1,06 ± 0,026
18:0	2,86 ± 0,518	2,47 ± 0,181	2,39 ± 0,275	2,76 ± 0,221	2,76 ± 0,236	3,06 ± 0,064	2,76 ± 0,232	4,76 ± 0,313
19:0	0,07 ± 0,006	0,07 ± 0,010	0,07 ± 0,014	0,09 ± 0,017	0,09 ± 0,006	0,09 ± 0,008	0,08 ± 0,006	0,11 ± 0,010
20:0	0,21 ± 0,030	0,20 ± 0,009	0,17 ± 0,020	0,18 ± 0,027	0,23 ± 0,023	0,23 ± 0,018	0,22 ± 0,018	0,34 ± 0,035
21:0	0,25 ± 0,095	0,22 ± 0,027	0,10 ± 0,027	0,07 ± 0,021	0,16 ± 0,026	0,07 ± 0,024	0,14 ± 0,030	0,24 ± 0,071
22:0	0,39 ± 0,107	0,28 ± 0,009	0,20 ± 0,038	0,22 ± 0,034	0,35 ± 0,039	0,42 ± 0,061	0,42 ± 0,044	0,63 ± 0,078
24:0	0,39 ± 0,064	0,33 ± 0,015	0,31 ± 0,040	0,25 ± 0,038	0,40 ± 0,035	0,38 ± 0,017	0,40 ± 0,049	0,73 ± 0,220
25:0	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
Σ Mean SFA	39,84 ± 2,062	39,27 ± 2,061	36,58 ± 1,729	37,66 ± 1,811	36,26 ± 1,774	40,80 ± 2,001	34,91 ± 1,730	39,58 ± 1,779
Branched								
13:0iso	0,04 ± 0,004	0,04 ± 0,003	0,04 ± 0,002	0,05 ± 0,004	0,05 ± 0,008	0,04 ± 0,004	0,04 ± 0,004	0,05 ± 0,005
14:0iso	0,34 ± 0,021	0,30 ± 0,023	0,32 ± 0,043	0,27 ± 0,022	0,34 ± 0,027	0,27 ± 0,030	0,24 ± 0,018	0,30 ± 0,025
15:0iso	0,81 ± 0,125	0,74 ± 0,066	0,77 ± 0,040	0,89 ± 0,037	0,92 ± 0,084	1,00 ± 0,124	0,95 ± 0,053	1,36 ± 0,092
15:0anteiso	0,88 ± 0,202	0,79 ± 0,120	0,79 ± 0,073	0,93 ± 0,037	0,99 ± 0,116	1,08 ± 0,185	1,10 ± 0,095	1,59 ± 0,118
16:0iso	0,28 ± 0,052	0,27 ± 0,023	0,28 ± 0,037	0,29 ± 0,014	0,35 ± 0,029	0,31 ± 0,030	0,33 ± 0,021	0,48 ± 0,038
17:0iso	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
17:0anteiso	0,16 ± 0,035	0,15 ± 0,018	0,13 ± 0,022	0,18 ± 0,014	0,19 ± 0,021	0,21 ± 0,022	0,20 ± 0,029	0,29 ± 0,014
18:0iso	0,02 ± 0,006	0,02 ± 0,003	0,02 ± 0,002	0,05 ± 0,028	0,06 ± 0,024	0,01 ± 0,005	0,03 ± 0,001	0,05 ± 0,006
Σ Mean BFA	2,52 ± 0,124	2,31 ± 0,112	2,35 ± 0,115	2,66 ± 0,132	2,90 ± 0,137	2,93 ± 0,153	2,89 ± 0,152	4,12 ± 0,218
Monounsaturated								
16:1w5	0,38 ± 0,029	0,40 ± 0,017	0,41 ± 0,012	0,49 ± 0,013	0,48 ± 0,036	0,45 ± 0,024	0,48 ± 0,024	0,48 ± 0,013
16:1w7	31,62 ± 2,452	31,72 ± 1,097	32,21 ± 1,915	31,51 ± 1,398	30,03 ± 0,901	28,78 ± 0,806	29,28 ± 0,929	22,97 ± 0,985
16:1w9	0,31 ± 0,042	0,32 ± 0,018	0,29 ± 0,054	0,31 ± 0,019	0,35 ± 0,065	0,31 ± 0,039	0,29 ± 0,033	0,31 ± 0,034
17:1w9	1,13 ± 0,123	1,35 ± 0,230	1,87 ± 0,219	2,15 ± 0,151	1,58 ± 0,094	1,53 ± 0,196	1,75 ± 0,254	1,77 ± 0,182
17:1w7	0,33 ± 0,040	0,37 ± 0,057	0,48 ± 0,061	0,52 ± 0,021	0,46 ± 0,023	0,42 ± 0,057	0,52 ± 0,061	0,51 ± 0,066
18:1w7	2,49 ± 0,092	2,55 ± 0,115	2,77 ± 0,090	2,93 ± 0,198	3,10 ± 0,169	2,81 ± 0,215	3,40 ± 0,260	3,63 ± 0,110
18:1w9	2,95 ± 0,177	3,00 ± 0,184	2,96 ± 0,190	3,16 ± 0,090	2,93 ± 0,103	2,98 ± 0,101	3,54 ± 0,365	3,77 ± 0,390
20:1w7	0,19 ± 0,019	0,30 ± 0,044	0,25 ± 0,025	0,29 ± 0,039	0,27 ± 0,021	0,22 ± 0,025	0,26 ± 0,020	0,30 ± 0,041
20:1w9	0,14 ± 0,029	0,13 ± 0,007	0,11 ± 0,012	0,10 ± 0,016	0,14 ± 0,010	0,11 ± 0,018	0,13 ± 0,014	0,18 ± 0,033
20:1w11	0,19 ± 0,017	0,29 ± 0,061	0,17 ± 0,021	0,22 ± 0,023	0,20 ± 0,021	0,28 ± 0,043	0,27 ± 0,070	0,28 ± 0,006
22:1w9	0,07 ± 0,011	0,08 ± 0,013	0,09 ± 0,016	0,09 ± 0,014	0,08 ± 0,007	0,09 ± 0,011	0,10 ± 0,008	0,12 ± 0,019
Σ Mean MUFA	39,80 ± 2,817	40,50 ± 2,820	41,61 ± 2,862	41,77 ± 2,794	39,62 ± 2,664	37,99 ± 2,553	40,02 ± 2,593	34,33 ± 2,026
Polyunsaturated								
16:2w4	1,04 ± 0,054	0,95 ± 0,031	1,14 ± 0,022	1,12 ± 0,029	1,14 ± 0,045	1,13 ± 0,068	1,23 ± 0,050	1,30 ± 0,053
16:2w6	0,33 ± 0,042	0,31 ± 0,013	0,31 ± 0,015	0,37 ± 0,015	0,38 ± 0,051	0,40 ± 0,041	0,41 ± 0,012	0,43 ± 0,058
16:3w3	0,06 ± 0,012	0,08 ± 0,021	0,06 ± 0,009	0,06 ± 0,004	0,08 ± 0,016	0,13 ± 0,037	0,12 ± 0,030	0,11 ± 0,046
16:3w4	1,86 ± 0,073	1,69 ± 0,074	2,15 ± 0,054	2,01 ± 0,077	2,21 ± 0,094	2,04 ± 0,124	2,35 ± 0,037	2,42 ± 0,064
16:4w3	0,23 ± 0,037	0,21 ± 0,012	0,17 ± 0,017	0,16 ± 0,044	0,12 ± 0,048	0,27 ± 0,035	0,25 ± 0,030	0,22 ± 0,039
16:4w1	0,40 ± 0,016	0,37 ± 0,025	0,39 ± 0,031	0,52 ± 0,035	0,38 ± 0,036	0,38 ± 0,017	0,37 ± 0,020	0,47 ± 0,040
18:2w9	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
18:2w6	0,80 ± 0,063	0,86 ± 0,033	0,82 ± 0,032	0,83 ± 0,043	0,87 ± 0,059	0,82 ± 0,051	0,99 ± 0,121	0,92 ± 0,062
18:2w3	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
18:3w3	0,35 ± 0,051	0,36 ± 0,020	0,31 ± 0,037	0,36 ± 0,052	0,44 ± 0,075	0,39 ± 0,115	0,60 ± 0,199	0,48 ± 0,132
18:3w6	0,48 ± 0,039	0,50 ± 0,028	0,49 ± 0,011	0,45 ± 0,019	0,49 ± 0,024	0,46 ± 0,029	0,49 ± 0,025	0,41 ± 0,009
18:4w3	0,74 ± 0,091	0,74 ± 0,023	0,76 ± 0,050	0,83 ± 0,050	0,86 ± 0,045	0,71 ± 0,040	0,85 ± 0,074	0,81 ± 0,081
20:2w9	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000	0,00 ± 0,000
20:3w6	0,34 ± 0,027	0,32 ± 0,027	0,30 ± 0,027	0,24 ± 0,012	0,36 ± 0,013	0,28 ± 0,033	0,31 ± 0,022	0,32 ± 0,041
20:4w3	0,21 ± 0,025	0,19 ± 0,012	0,17 ± 0,018	0,18 ± 0,024	0,24 ± 0,030	0,24 ± 0,011	0,23 ± 0,026	0,31 ± 0,028
20:4w6	3,26 ± 0,226	3,37 ± 0,218	3,87 ± 0,281	3,06 ± 0,268	4,40 ± 0,316	3,41 ± 0,193	4,84 ± 0,399	4,75 ± 0,450
20:5w3	6,74 ± 0,510	6,72 ± 0,245	7,50 ± 0,531	6,73 ± 0,764	7,94 ± 0,664	6,67 ± 0,437	8,06 ± 0,555	7,88 ± 0,459
21:5w3	0,19 ± 0,037	0,15 ± 0,070	0,07 ± 0,022	0,02 ± 0,005	0,14 ± 0,044	0,14 ± 0,049	0,08 ± 0,023	0,19 ± 0,131
22:5w3	0,22 ± 0,021	0,33 ± 0,061	0,27 ± 0,031	0,25 ± 0,033	0,32 ± 0,005	0,24 ± 0,045	0,33 ± 0,046	0,26 ± 0,058
22:6w3	0,59 ± 0,073	0,76 ± 0,055	0,67 ± 0,093	0,71 ± 0,096	0,85 ± 0,100	0,58 ± 0,086	0,68 ± 0,059	0,70 ± 0,082
Σ Mean PUFA	17,84 ± 0,352	17,91 ± 0,352	19,46 ± 0,400	17,90 ± 0,351	21,22 ± 0,427	18,29 ± 0,353	22,17 ± 0,442	21,98 ± 0,433
Σ Mean EFA	10,59 ± 0,270	10,85 ± 0,173	12,04 ± 0,302	10,50 ± 0,376	13,19 ± 0,360	10,66 ± 0,239	13,58 ± 0,338	13,32 ± 0,331
Sum w								
w3	9,34 ± 0,649	9,54 ± 0,645	9,98 ± 0,727	9,30 ± 0,651	10,99 ± 0,766	9,36 ± 0,641	11,21 ± 0,776	10,96 ± 0,757
w6	5,20 ± 0,561	5,36 ± 0,583	5,79 ± 0,684	4,95 ± 0,525	6,50 ± 0,780	5,37 ± 0,591	7,02 ± 0,866	6,82 ± 0,853
Ratio								
16:1w7/16:0	1,16 ± 0,785	1,16 ± 0,785	1,40 ± 0,785	1,31 ± 0,785	1,27 ± 0,785	1,08 ± 0,785	1,27 ± 0,785	0,97 ± 0,785
w3/w6	1,79 ± 0,605	1,78 ± 0,614	1,72 ± 0,705	1,88 ± 0,588	1,69 ± 0,773	1,74 ± 0,616	1,60 ± 0,821	1,61 ± 0,805
(16:4w3+18:3w3)/w3	0,06 ± 0,037	0,06 ± 0,012	0,05 ± 0,017	0,06 ± 0,044	0,05 ± 0,048	0,07 ± 0,035	0,08 ± 0,030	0,06 ± 0,039

Annexe 10 Concentration des acides gras ($\mu\text{g g}^{-1} \pm \text{SE}$, n=4) de la matière organique particulaire (0,7-20 μm) des 16 dates d'échantillonnage en 2014.

FAs concentration ($\times 10^{-1} \mu\text{g g}^{-1}$)	12/05/14	18/05/14	28/05/14	11/06/14	17/06/14	27/06/2014	12/07/2014	18/07/2014
<i>Saturated</i>								
12:0	33,6 ± 7,9	90,0 ± 57,3	35,9 ± 4,4	92,7 ± 35,4	99,2 ± 69,6	137,1 ± 42,0	58,4 ± 16,5	73,3 ± 13,9
13:0	6,7 ± 1,4	7,2 ± 1,8	6,7 ± 1,2	18,0 ± 4,1	4,0 ± 0,8	19,5 ± 3,9	16,9 ± 6,3	7,5 ± 0,4
14:0	424,2 ± 103,0	1100,0 ± 187,5	447,7 ± 37,7	792,4 ± 140,7	725,3 ± 285,7	1782,4 ± 381,0	1120,7 ± 396,6	530,2 ± 76,1
15:0	69,1 ± 17,2	115,6 ± 25,5	59,3 ± 8,4	165,7 ± 25,2	49,1 ± 16,8	184,6 ± 42,1	191,0 ± 78,2	84,0 ± 12,9
16:0	1650,2 ± 396,5	4170,9 ± 1180,1	2055,3 ± 119,4	3909,8 ± 434,4	1082,8 ± 386,7	5253,7 ± 1356,3	4287,6 ± 1163,3	2042,3 ± 359,0
17:0	38,0 ± 9,2	47,7 ± 14,8	34,1 ± 3,7	96,7 ± 9,4	31,1 ± 10,0	116,7 ± 28,1	77,0 ± 26,5	55,9 ± 8,1
18:0	841,2 ± 173,6	2830,5 ± 1039,6	1004,0 ± 215,2	1909,8 ± 152,9	772,4 ± 271,4	2898,0 ± 786,0	1585,4 ± 415,1	1465,1 ± 260,6
19:0	7,0 ± 1,3	13,7 ± 4,3	4,8 ± 0,6	15,3 ± 1,3	7,3 ± 2,9	15,7 ± 3,6	10,7 ± 2,9	7,5 ± 1,3
20:0	26,1 ± 5,3	25,8 ± 6,5	21,2 ± 2,0	53,6 ± 4,8	21,9 ± 7,3	68,3 ± 14,1	33,2 ± 8,6	30,2 ± 6,6
21:0	8,4 ± 1,8	10,5 ± 2,0	5,2 ± 0,4	14,3 ± 1,2	7,2 ± 4,7	20,0 ± 9,5	12,5 ± 4,9	8,7 ± 1,7
22:0	14,6 ± 1,8	23,4 ± 4,2	11,8 ± 1,6	32,1 ± 2,5	17,1 ± 6,0	42,2 ± 8,9	27,0 ± 7,5	18,9 ± 2,7
24:0	24,2 ± 2,5	21,3 ± 3,0	27,3 ± 3,7	52,2 ± 3,8	16,0 ± 7,3	56,3 ± 13,4	47,0 ± 11,3	25,0 ± 6,2
25:0	6,5 ± 1,3	7,9 ± 2,9	7,9 ± 1,2	6,1 ± 0,7	3,7 ± 1,8	16,6 ± 7,3	14,4 ± 4,7	6,3 ± 1,1
Σ Mean SFA	3149,7 ± 135,3	8464,5 ± 368,1	3721,2 ± 167,5	7158,6 ± 317,0	2836,9 ± 104,1	10611,2 ± 442,8	7481,9 ± 338,7	4354,8 ± 181,8
<i>Branched</i>								
13:0iso	4,8 ± 1,1	7,2 ± 0,9	6,4 ± 0,6	14,4 ± 3,4	3,6 ± 1,0	25,0 ± 4,4	8,3 ± 2,8	9,0 ± 1,0
14:0iso	14,0 ± 3,2	17,8 ± 4,1	12,0 ± 1,4	28,3 ± 5,6	9,6 ± 2,1	67,5 ± 11,7	31,0 ± 10,4	20,9 ± 3,2
15:0iso	49,1 ± 11,5	83,6 ± 20,4	36,7 ± 2,1	79,2 ± 15,0	35,5 ± 9,9	167,1 ± 31,4	87,3 ± 29,7	63,9 ± 9,7
15:0anteiso	42,0 ± 10,1	58,9 ± 16,1	30,8 ± 4,1	74,5 ± 11,9	24,1 ± 6,3	117,6 ± 24,8	88,9 ± 33,2	45,3 ± 5,7
16:0iso	15,1 ± 5,1	16,5 ± 3,7	9,9 ± 1,3	22,1 ± 3,2	13,0 ± 4,3	41,8 ± 9,7	31,8 ± 10,8	19,5 ± 2,1
17:0iso	81,1 ± 20,5	68,5 ± 16,5	57,3 ± 5,7	121,6 ± 17,5	46,1 ± 14,8	157,2 ± 34,5	104,5 ± 33,8	89,7 ± 12,4
17:0anteiso	8,0 ± 2,3	12,4 ± 3,6	7,0 ± 0,9	19,1 ± 2,5	8,5 ± 3,3	25,4 ± 5,0	16,6 ± 4,8	12,6 ± 1,8
18:0iso	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
Σ Mean BFA	209,3 ± 10,2	257,6 ± 11,6	153,7 ± 7,2	344,7 ± 15,3	136,9 ± 5,8	576,7 ± 23,2	360,0 ± 14,5	252,0 ± 11,3
<i>Monounsaturated</i>								
16:1w5	24,1 ± 5,7	25,9 ± 4,1	24,6 ± 6,7	69,2 ± 12,5	24,2 ± 6,2	75,8 ± 16,7	38,6 ± 15,3	37,3 ± 6,9
16:1w7	381,0 ± 82,1	956,5 ± 139,7	251,4 ± 30,4	328,2 ± 86,2	358,8 ± 52,4	1363,9 ± 236,0	821,8 ± 358,8	356,7 ± 54,4
16:1w9	61,2 ± 17,0	62,6 ± 10,7	88,3 ± 24,3	159,8 ± 30,0	36,6 ± 6,7	308,1 ± 77,3	287,8 ± 138,3	80,6 ± 18,8
17:1w9	10,2 ± 2,8	3,3 ± 0,5	11,9 ± 3,6	7,8 ± 4,7	11,2 ± 7,0	26,4 ± 10,0	34,1 ± 15,7	10,8 ± 3,7
17:1w7	9,9 ± 2,3	14,4 ± 3,4	11,1 ± 2,0	10,2 ± 2,7	9,7 ± 3,1	33,9 ± 5,2	20,6 ± 10,2	11,4 ± 1,4
18:1w7	190,3 ± 42,7	240,2 ± 48,0	164,1 ± 21,1	246,5 ± 60,6	130,7 ± 25,4	724,5 ± 116,6	291,0 ± 96,7	206,6 ± 37,2
18:1w9	258,6 ± 62,5	413,1 ± 67,5	349,9 ± 81,5	326,6 ± 70,6	141,4 ± 29,7	1000,3 ± 209,1	573,1 ± 199,4	193,1 ± 44,0
20:1w7	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
20:1w9	5,3 ± 1,4	6,8 ± 2,5	6,0 ± 1,5	10,9 ± 1,4	7,7 ± 4,2	13,8 ± 3,4	7,8 ± 1,9	5,3 ± 0,9
20:1w11	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
22:1w9	10,4 ± 2,4	12,6 ± 4,8	10,4 ± 1,6	15,9 ± 1,8	9,4 ± 3,7	35,8 ± 13,1	22,7 ± 5,4	15,0 ± 2,9
Σ Mean MUFA	951,0 ± 39,4	1735,3 ± 89,2	917,7 ± 36,3	1175,2 ± 40,5	729,6 ± 33,0	3582,6 ± 145,3	2097,5 ± 83,9	917,0 ± 35,6
<i>Polysaturated</i>								
16:2w4	25,4 ± 4,9	95,5 ± 6,0	16,1 ± 3,0	14,1 ± 2,9	40,1 ± 6,9	68,2 ± 11,3	44,3 ± 20,6	26,4 ± 4,1
16:2w6	5,8 ± 2,7	15,1 ± 1,1	6,9 ± 1,4	6,0 ± 2,1	13,4 ± 2,8	24,3 ± 3,8	15,8 ± 7,5	9,1 ± 2,9
16:3w3	5,0 ± 1,3	6,4 ± 2,1	7,5 ± 0,9	12,8 ± 2,9	6,4 ± 1,5	34,3 ± 5,8	28,1 ± 10,6	22,9 ± 1,4
16:3w4	9,1 ± 1,8	56,6 ± 8,2	8,0 ± 1,4	30,9 ± 0,5	21,5 ± 3,3	22,4 ± 4,6	29,3 ± 15,7	13,4 ± 1,4
16:4w3	62,8 ± 13,3	43,6 ± 9,4	53,9 ± 11,7	54,1 ± 9,9	32,5 ± 8,7	295,7 ± 67,6	153,5 ± 60,9	85,7 ± 23,4
16:4w1	31,9 ± 6,6	120,3 ± 21,4	17,7 ± 2,4	9,2 ± 1,9	39,3 ± 7,4	75,0 ± 13,5	60,7 ± 23,9	30,7 ± 4,2
18:2w9	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
18:2w6	116,8 ± 45,4	110,9 ± 19,9	115,4 ± 30,5	75,7 ± 17,6	46,5 ± 9,2	334,3 ± 73,8	162,9 ± 58,8	69,2 ± 15,4
18:2w3	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
18:3w3	91,2 ± 23,5	115,8 ± 19,2	151,8 ± 35,9	67,2 ± 15,0	49,6 ± 7,4	469,8 ± 105,1	231,1 ± 85,3	108,4 ± 34,8
18:3w6	7,0 ± 1,4	29,3 ± 9,0	4,7 ± 0,9	4,3 ± 1,0	10,7 ± 2,7	40,8 ± 7,9	21,4 ± 7,9	7,3 ± 1,6
18:4w3	145,5 ± 31,8	332,8 ± 66,1	160,2 ± 39,2	54,7 ± 15,2	93,3 ± 12,3	619,2 ± 139,5	280,7 ± 104,6	196,5 ± 64,3
20:2w9	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
20:3w6	3,7 ± 1,1	9,8 ± 3,4	4,8 ± 1,0	5,3 ± 0,5	5,3 ± 2,9	22,3 ± 6,8	9,6 ± 4,4	6,6 ± 0,6
20:4w3	10,0 ± 2,3	17,3 ± 3,7	9,8 ± 1,3	13,7 ± 1,8	11,1 ± 5,2	38,4 ± 9,4	18,6 ± 4,8	13,2 ± 2,3
20:4w6	8,4 ± 1,6	18,6 ± 2,4	7,2 ± 1,1	5,9 ± 0,8	25,7 ± 5,6	75,3 ± 14,6	47,9 ± 24,8	18,7 ± 4,5
20:5w3	83,0 ± 14,4	273,8 ± 52,7	68,0 ± 13,5	27,3 ± 4,9	167,0 ± 31,0	452,3 ± 81,7	283,7 ± 116,8	141,5 ± 41,4
21:5w3	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
22:5w3	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
22:6w3	50,7 ± 9,6	106,0 ± 19,0	53,5 ± 10,9	19,1 ± 2,6	81,0 ± 15,8	325,3 ± 57,5	140,2 ± 39,6	107,5 ± 37,5
Σ Mean PUFA	656,5 ± 9,9	1351,8 ± 20,6	685,5 ± 11,5	400,3 ± 5,4	643,4 ± 9,3	2897,6 ± 43,4	1527,8 ± 21,6	857,2 ± 12,6
Σ Mean EFA	142,1 ± 8,5	398,4 ± 24,7	128,7 ± 8,5	52,4 ± 2,8	273,7 ± 17,5	852,9 ± 51,3	471,8 ± 60,4	267,8 ± 27,8
<i>Sum w</i>								
w3	448,2 ± 16,0	895,8 ± 38,4	504,7 ± 19,4	248,9 ± 8,0	440,8 ± 17,4	2235,0 ± 74,9	1136,0 ± 37,7	675,8 ± 22,2
w6	141,8 ± 22,1	183,6 ± 18,8	139,0 ± 21,9	97,2 ± 14,1	101,7 ± 7,3	497,1 ± 59,5	257,5 ± 28,6	111,0 ± 11,9
<i>Ratio</i>								
16:1w7/16:0	0,2 ± 239,3	0,2 ± 659,9	0,1 ± 0,8	0,1 ± 0,8	0,3 ± 0,8	0,3 ± 0,8	0,2 ± 0,8	0,2 ± 0,8
w3/w6	3,2 ± 19,0	4,9 ± 28,6	3,6 ± 20,6	2,6 ± 11,0	4,3 ± 12,4	4,5 ± 67,2	4,4 ± 33,2	6,1 ± 17,1
(16:4w3+18:3w3)/w3	0,3 ± 13,3	0,2 ± 9,4	0,4 ± 11,7	0,5 ± 9,9	0,2 ± 8,7	0,3 ± 67,6	0,3 ± 60,9	0,3 ± 23,4
Total FAs	4966,4 ± 48,7	11809,3 ± 122,4	5478,1 ± 55,6	9078,9 ± 94,5	4346,8 ± 38,1	17668,0 ± 163,7	11467,2 ± 114,7	6380,9 ± 60,3

Annexe 10 (suite) Concentration des acides gras ($\mu\text{g g}^{-1} \pm \text{SE}$, n=4) de la matière organique particulaire (0,7-20 μm) des 16 dates d'échantillonnage en 2014.

FAs concentration (x10 ³ µg g ⁻¹)	29/07/2014	09/08/14	15/08/14	27/08/14	07/09/14	13/09/14	23/09/14	10/10/14
Saturated								
12:0	71.8 ± 9.6	55.8 ± 8.0	272.8 ± 196.6	43.1 ± 2.8	122.9 ± 52.2	103.8 ± 32.4	63.0 ± 24.8	60.7 ± 34.3
13:0	12.5 ± 2.2	10.0 ± 2.1	11.0 ± 3.4	6.6 ± 0.8	9.0 ± 2.9	18.4 ± 4.6	12.5 ± 3.5	5.8 ± 1.6
14:0	1437.8 ± 85.4	789.0 ± 63.3	1256.3 ± 282.1	838.8 ± 104.5	918.7 ± 252.5	2052.6 ± 509.0	873.0 ± 187.0	389.0 ± 70.5
15:0	120.6 ± 5.8	82.7 ± 8.6	119.1 ± 23.3	97.9 ± 16.1	82.4 ± 21.3	187.2 ± 50.3	133.5 ± 23.8	71.2 ± 12.2
16:0	4098.5 ± 408.9	3364.3 ± 224.7	5398.7 ± 1031.9	4315.4 ± 970.5	2465.0 ± 737.4	7160.5 ± 3153.8	6694.5 ± 1344.2	3392.2 ± 784.1
17:0	82.2 ± 7.3	57.5 ± 5.6	69.9 ± 13.4	54.0 ± 7.3	44.4 ± 11.8	80.7 ± 18.1	73.4 ± 11.4	39.6 ± 6.6
18:0	2364.6 ± 319.6	2064.8 ± 171.0	3554.3 ± 1129.5	1692.0 ± 644.8	1076.5 ± 364.2	2932.7 ± 2075.6	2846.5 ± 817.5	1021.6 ± 183.5
19:0	12.9 ± 0.6	12.8 ± 6.3	9.0 ± 1.9	8.1 ± 1.1	6.1 ± 1.4	11.9 ± 2.7	9.0 ± 1.6	5.9 ± 1.3
20:0	60.2 ± 2.2	30.8 ± 7.2	40.9 ± 7.1	29.9 ± 4.8	23.7 ± 6.0	33.7 ± 7.2	34.6 ± 5.4	17.5 ± 2.5
21:0	16.1 ± 1.7	14.5 ± 2.1	11.2 ± 2.3	7.7 ± 1.7	7.5 ± 3.3	6.5 ± 0.6	8.2 ± 2.4	3.3 ± 0.7
22:0	38.5 ± 3.3	23.9 ± 3.0	21.9 ± 3.3	21.0 ± 2.9	16.4 ± 3.9	32.0 ± 5.9	22.8 ± 4.8	12.3 ± 1.3
24:0	48.8 ± 6.3	31.7 ± 2.2	39.2 ± 7.5	33.4 ± 4.1	20.8 ± 6.8	36.3 ± 9.0	54.4 ± 16.1	22.7 ± 2.9
25:0	11.5 ± 4.0	2.6 ± 0.2	8.6 ± 2.2	10.1 ± 1.5	5.4 ± 1.5	11.5 ± 6.2	23.9 ± 4.8	8.9 ± 1.3
Σ Mean SFA	8376.0 ± 349.9	6540.4 ± 287.9	10812.8 ± 470.0	7158.2 ± 342.2	4798.8 ± 201.5	12667.9 ± 576.2	10849.4 ± 535.0	5050.8 ± 262.5
Branched								
13:0iso	7.9 ± 2.7	6.2 ± 0.7	7.3 ± 1.7	3.5 ± 0.2	6.8 ± 1.9	14.5 ± 3.8	12.7 ± 4.3	1.9 ± 0.5
14:0iso	19.6 ± 1.5	18.0 ± 2.1	21.5 ± 4.3	15.4 ± 1.5	19.5 ± 5.1	41.9 ± 9.8	59.7 ± 13.5	8.7 ± 1.7
15:0iso	60.4 ± 4.3	56.1 ± 5.7	67.1 ± 11.2	56.0 ± 4.6	54.7 ± 12.3	106.5 ± 26.4	108.8 ± 20.1	30.1 ± 3.9
15:0anteiso	49.5 ± 3.1	41.1 ± 4.1	51.1 ± 7.7	45.3 ± 4.8	41.3 ± 9.2	84.1 ± 21.4	68.5 ± 11.3	27.8 ± 4.7
16:0iso	22.6 ± 1.1	15.2 ± 2.5	20.5 ± 4.5	18.8 ± 3.1	14.7 ± 3.9	29.8 ± 7.3	26.5 ± 4.6	12.7 ± 2.0
17:0iso	133.4 ± 11.5	71.0 ± 4.8	101.7 ± 19.9	81.9 ± 8.9	85.5 ± 24.7	127.0 ± 28.3	113.8 ± 20.3	52.7 ± 8.5
17:0anteiso	18.0 ± 1.8	13.9 ± 2.0	14.2 ± 2.6	10.0 ± 1.0	10.5 ± 2.3	18.4 ± 5.1	12.2 ± 2.3	6.2 ± 1.2
18:0iso	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0
Σ Mean BFA	303.7 ± 15.8	215.3 ± 9.1	276.1 ± 12.6	227.4 ± 10.4	226.2 ± 10.6	407.7 ± 16.9	389.5 ± 16.0	138.3 ± 6.5
Monounsaturated								
16:1w5	48.5 ± 2.4	30.6 ± 4.3	31.3 ± 7.7	25.2 ± 1.3	21.0 ± 5.0	46.8 ± 9.4	29.8 ± 3.7	20.1 ± 3.8
16:1w7	759.1 ± 42.9	187.9 ± 87.1	786.7 ± 104.0	756.4 ± 42.6	536.1 ± 129.6	1395.2 ± 285.2	621.5 ± 110.2	418.4 ± 83.1
16:1w9	107.6 ± 3.1	41.7 ± 9.5	84.2 ± 13.8	87.1 ± 14.8	59.2 ± 12.6	182.7 ± 45.9	119.8 ± 17.4	69.6 ± 15.9
17:1w9	14.2 ± 4.0	5.4 ± 3.7	9.3 ± 2.3	6.6 ± 1.6	2.9 ± 0.8	12.6 ± 3.2	7.4 ± 1.7	6.9 ± 2.3
17:1w7	18.3 ± 2.6	8.3 ± 2.3	17.5 ± 3.0	19.2 ± 2.1	15.3 ± 3.2	33.4 ± 8.5	22.2 ± 2.7	9.9 ± 2.3
18:1w7	256.4 ± 10.3	96.6 ± 43.3	322.3 ± 35.8	323.3 ± 33.8	264.7 ± 56.4	495.0 ± 85.2	528.3 ± 96.8	172.9 ± 34.7
18:1w9	454.1 ± 11.3	144.1 ± 59.6	657.8 ± 74.3	469.2 ± 89.2	353.2 ± 82.8	773.7 ± 170.4	627.9 ± 97.1	328.3 ± 75.4
20:1w7	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0
20:1w9	9.4 ± 1.9	11.5 ± 2.6	6.7 ± 0.3	7.9 ± 2.0	4.5 ± 1.1	6.2 ± 1.0	9.8 ± 2.2	3.9 ± 0.8
20:1w11	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0
22:1w9	34.4 ± 3.8	9.6 ± 2.2	12.2 ± 3.0	15.2 ± 3.0	16.8 ± 5.4	19.9 ± 3.6	28.9 ± 11.6	9.8 ± 1.3
Σ Mean MUFA	1702.1 ± 73.9	535.8 ± 19.6	1928.0 ± 86.7	1710.0 ± 76.3	1273.7 ± 55.5	2965.6 ± 135.8	1995.6 ± 80.6	1039.7 ± 44.7
Polyunsaturated								
16:2w4	56.2 ± 3.5	12.6 ± 4.6	40.1 ± 6.9	55.2 ± 3.4	46.8 ± 11.5	105.3 ± 22.3	27.4 ± 4.3	21.0 ± 3.9
16:2w6	22.4 ± 0.9	8.8 ± 2.8	13.6 ± 3.6	14.6 ± 0.8	14.3 ± 3.6	36.1 ± 8.0	12.9 ± 2.4	7.2 ± 1.4
16:3w3	20.6 ± 2.1	11.0 ± 2.4	18.8 ± 3.6	15.6 ± 1.5	14.3 ± 3.6	29.5 ± 6.2	34.8 ± 6.1	21.8 ± 5.2
16:3w4	33.6 ± 4.3	19.6 ± 4.9	29.2 ± 5.8	49.2 ± 3.1	21.4 ± 5.5	69.4 ± 16.4	10.0 ± 1.8	17.5 ± 3.8
16:4w3	153.4 ± 8.4	31.2 ± 4.5	60.8 ± 14.5	103.4 ± 7.4	88.9 ± 21.7	118.8 ± 27.9	210.2 ± 46.8	88.9 ± 20.2
16:4w1	63.2 ± 4.2	14.8 ± 4.2	47.4 ± 9.5	82.8 ± 4.4	50.5 ± 13.4	101.2 ± 23.5	28.7 ± 3.2	28.0 ± 5.1
18:2w9	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0
18:2w6	241.9 ± 13.0	49.8 ± 19.5	185.6 ± 35.4	166.5 ± 19.8	132.9 ± 33.5	238.6 ± 50.2	240.9 ± 45.7	114.0 ± 24.5
18:2w3	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0
18:3w3	220.5 ± 11.5	34.9 ± 12.6	224.6 ± 46.9	198.8 ± 24.3	114.0 ± 28.8	272.0 ± 61.1	347.8 ± 73.1	185.2 ± 39.6
18:3w6	23.4 ± 1.5	5.0 ± 2.5	12.7 ± 2.5	20.1 ± 1.7	18.7 ± 4.6	50.1 ± 10.3	22.8 ± 4.2	9.6 ± 2.4
18:4w3	300.2 ± 20.2	30.0 ± 9.6	198.2 ± 41.6	299.6 ± 39.0	192.3 ± 49.4	454.0 ± 102.0	434.2 ± 99.2	257.3 ± 56.8
20:2w9	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0
20:3w6	11.6 ± 1.5	4.3 ± 0.8	7.8 ± 2.0	8.0 ± 1.6	7.2 ± 2.8	13.8 ± 3.2	7.5 ± 0.2	6.1 ± 1.5
20:4w3	24.8 ± 2.1	16.0 ± 1.7	16.8 ± 3.5	17.1 ± 2.8	15.5 ± 3.9	26.0 ± 4.3	23.0 ± 4.4	11.1 ± 1.8
20:4w6	34.4 ± 2.8	5.8 ± 1.7	16.2 ± 2.2	29.3 ± 4.0	36.9 ± 10.7	78.2 ± 14.5	32.2 ± 6.0	18.6 ± 2.9
20:5w3	251.1 ± 20.6	35.0 ± 10.4	136.2 ± 24.9	287.2 ± 45.8	187.1 ± 49.0	464.9 ± 82.9	286.2 ± 63.8	155.5 ± 28.8
21:5w3	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0
22:5w3	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0
22:6w3	196.5 ± 24.6	13.8 ± 6.1	64.6 ± 14.0	143.1 ± 26.7	114.3 ± 29.4	245.5 ± 50.2	295.8 ± 66.2	103.0 ± 18.1
Σ Mean PUFA	1653.7 ± 22.8	292.6 ± 3.2	1072.8 ± 16.1	1490.5 ± 21.4	1054.9 ± 14.1	2303.4 ± 32.4	2014.3 ± 31.8	1044.8 ± 16.6
Σ Mean EFA	482.0 ± 16.0	54.7 ± 6.1	216.9 ± 13.7	459.6 ± 25.5	338.3 ± 29.7	788.6 ± 49.2	614.2 ± 45.3	277.1 ± 16.6
Sum w								
w3	1167.0 ± 37.8	172.0 ± 4.6	720.1 ± 26.9	1064.8 ± 38.0	726.4 ± 24.4	1610.7 ± 58.9	1632.0 ± 53.6	822.9 ± 29.1
w6	333.8 ± 43.9	73.7 ± 8.8	236.0 ± 34.6	238.5 ± 29.9	209.9 ± 23.2	416.8 ± 40.2	316.3 ± 44.6	155.5 ± 20.8
Ratio								
16:1w7/16:0	0.2 ± 0.8	0.1 ± 0.8	0.1 ± 0.8	0.2 ± 0.8	0.2 ± 0.8	0.2 ± 0.8	0.1 ± 0.8	0.1 ± 0.8
w3/w6	3.5 ± 40.9	2.3 ± 6.7	3.1 ± 30.7	4.5 ± 34.0	3.5 ± 23.8	3.9 ± 49.6	5.2 ± 49.1	5.3 ± 25.0
(16:4w3+18:3w3)/w3	0.3 ± 8.4	0.4 ± 4.5	0.4 ± 14.5	0.3 ± 7.4	0.3 ± 21.7	0.2 ± 27.9	0.3 ± 46.8	0.3 ± 20.2
Total Fas	12035.5 ± 115.6	7584.1 ± 80.0	14089.7 ± 146.4	10586.1 ± 112.6	7353.6 ± 70.4	18344.6 ± 190.3	15248.9 ± 165.8	7273.5 ± 82.0

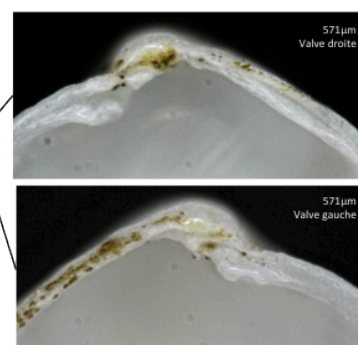
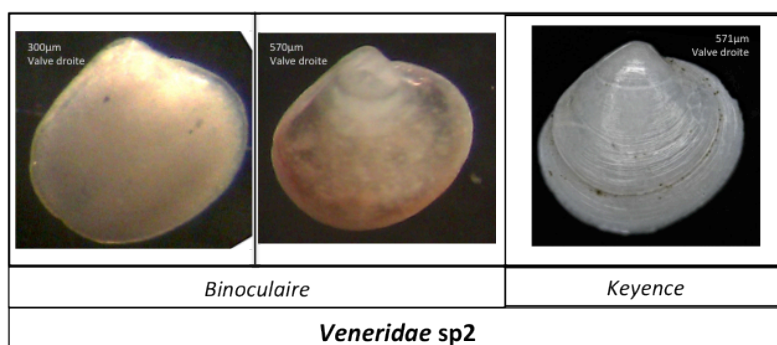
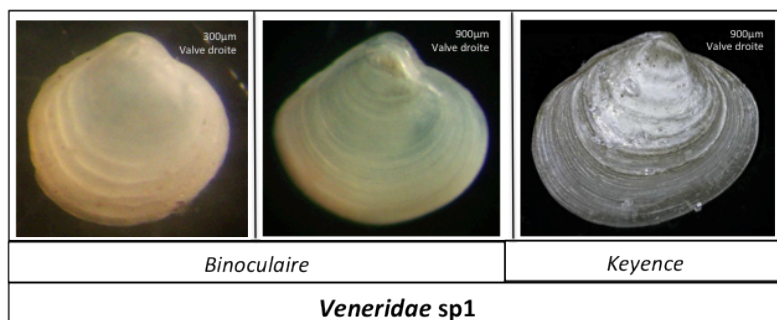
Annexe 11 Concentration des acides gras ($\mu\text{g g}^{-1} \pm \text{SE}$, n=4) de la matière organique benthique des 16 dates d'échantillonnage en 2014.

FAs concentration (µg g ⁻¹)	12/05/14	18/05/14	28/05/14	11/06/14	17/06/14	27/06/2014	12/07/2014	18/07/2014
Saturated								
12:0	0,51 ± 0,25	0,20 ± 0,03	1,46 ± 1,08	1,35 ± 1,05	0,30 ± 0,08	0,22 ± 0,09	0,59 ± 0,27	0,46 ± 0,21
13:0	0,05 ± 0,02	0,05 ± 0,00	0,06 ± 0,02	0,07 ± 0,01	0,05 ± 0,01	0,07 ± 0,01	0,11 ± 0,04	0,07 ± 0,00
14:0	4,06 ± 1,14	2,77 ± 0,39	4,20 ± 0,70	3,19 ± 0,48	3,97 ± 0,72	3,63 ± 0,36	7,56 ± 1,98	3,54 ± 0,21
15:0	1,78 ± 0,56	1,76 ± 0,14	1,57 ± 0,63	1,94 ± 0,27	1,86 ± 0,36	2,60 ± 0,24	4,45 ± 0,97	2,71 ± 0,23
16:0	20,50 ± 6,16	14,82 ± 2,74	20,95 ± 1,03	17,62 ± 3,38	25,81 ± 5,14	24,70 ± 3,15	42,70 ± 6,07	22,03 ± 0,89
17:0	0,48 ± 0,14	0,47 ± 0,02	0,44 ± 0,14	0,54 ± 0,08	0,55 ± 0,08	0,64 ± 0,05	0,88 ± 0,12	0,62 ± 0,03
18:0	2,37 ± 0,55	2,11 ± 0,14	2,86 ± 0,59	2,60 ± 0,40	2,95 ± 0,29	2,51 ± 0,16	3,50 ± 0,15	2,33 ± 0,17
19:0	0,10 ± 0,02	0,09 ± 0,02	0,07 ± 0,02	0,07 ± 0,01	0,06 ± 0,01	0,09 ± 0,01	0,07 ± 0,01	0,07 ± 0,01
20:0	0,20 ± 0,03	0,17 ± 0,02	0,19 ± 0,03	0,20 ± 0,02	0,19 ± 0,01	0,20 ± 0,02	0,23 ± 0,02	0,17 ± 0,01
21:0	0,09 ± 0,03	0,10 ± 0,03	0,07 ± 0,03	0,17 ± 0,03	0,11 ± 0,05	0,05 ± 0,03	0,08 ± 0,04	0,14 ± 0,03
22:0	0,27 ± 0,02	0,27 ± 0,04	0,26 ± 0,03	0,35 ± 0,05	0,31 ± 0,01	0,28 ± 0,04	0,34 ± 0,05	0,27 ± 0,03
24:0	0,38 ± 0,03	0,35 ± 0,05	0,36 ± 0,04	0,34 ± 0,05	0,35 ± 0,03	0,33 ± 0,01	0,37 ± 0,03	0,33 ± 0,03
25:0	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00
Σ Mean SFA	30,80 ± 1,547	23,16 ± 1,116	32,49 ± 1,578	28,43 ± 1,319	36,52 ± 1,949	35,32 ± 1,863	60,89 ± 3,231	32,75 ± 1,658
Branched								
13:0iso	0,03 ± 0,01	0,03 ± 0,00	0,04 ± 0,01	0,04 ± 0,01	0,04 ± 0,00	0,03 ± 0,00	0,06 ± 0,02	0,03 ± 0,00
14:0iso	0,31 ± 0,16	0,22 ± 0,04	0,30 ± 0,09	0,25 ± 0,07	0,26 ± 0,03	0,22 ± 0,03	0,35 ± 0,09	0,26 ± 0,01
15:0iso	0,75 ± 0,28	0,75 ± 0,10	0,79 ± 0,17	0,75 ± 0,10	0,89 ± 0,16	0,73 ± 0,01	1,23 ± 0,31	0,82 ± 0,06
15:0anteiso	0,77 ± 0,29	0,81 ± 0,10	0,79 ± 0,24	0,83 ± 0,10	0,94 ± 0,16	0,83 ± 0,04	1,33 ± 0,34	0,95 ± 0,07
16:0iso	0,26 ± 0,09	0,27 ± 0,05	0,28 ± 0,05	0,25 ± 0,04	0,29 ± 0,03	0,23 ± 0,01	0,35 ± 0,06	0,30 ± 0,02
17:0iso	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00
17:0anteiso	0,14 ± 0,04	0,14 ± 0,02	0,15 ± 0,03	0,17 ± 0,03	0,16 ± 0,02	0,15 ± 0,02	0,19 ± 0,02	0,17 ± 0,01
18:0iso	0,02 ± 0,01	0,02 ± 0,00	0,02 ± 0,01	0,02 ± 0,00	0,02 ± 0,00	0,01 ± 0,00	0,01 ± 0,01	0,02 ± 0,00
Σ Mean BFA	2,24 ± 0,113	2,21 ± 0,117	2,33 ± 0,118	2,27 ± 0,119	2,57 ± 0,138	2,18 ± 0,119	3,47 ± 0,196	2,51 ± 0,133
Monounsaturated								
16:1w5	0,46 ± 0,14	0,35 ± 0,06	0,48 ± 0,06	0,35 ± 0,06	0,47 ± 0,09	0,43 ± 0,02	0,63 ± 0,11	0,40 ± 0,03
16:1w7	29,36 ± 9,09	18,62 ± 4,78	29,67 ± 2,00	19,03 ± 4,64	33,96 ± 7,44	32,69 ± 4,54	54,53 ± 8,67	29,40 ± 3,32
16:1w9	0,30 ± 0,07	0,25 ± 0,03	0,29 ± 0,04	0,30 ± 0,09	0,36 ± 0,08	0,27 ± 0,04	0,38 ± 0,09	0,24 ± 0,03
17:1w9	1,07 ± 0,33	0,95 ± 0,11	0,87 ± 0,37	0,89 ± 0,14	0,89 ± 0,13	1,24 ± 0,15	1,69 ± 0,28	1,31 ± 0,15
17:1w7	0,43 ± 0,14	0,28 ± 0,02	0,32 ± 0,09	0,28 ± 0,05	0,32 ± 0,04	0,37 ± 0,03	0,51 ± 0,09	0,38 ± 0,03
18:1w7	3,57 ± 1,08	2,70 ± 0,47	3,54 ± 0,45	2,45 ± 0,55	3,33 ± 0,46	2,91 ± 0,07	3,96 ± 0,59	2,89 ± 0,17
18:1w9	2,60 ± 0,71	2,15 ± 0,26	2,95 ± 0,30	2,24 ± 0,26	3,62 ± 0,67	3,17 ± 0,20	4,28 ± 0,31	2,64 ± 0,24
20:1w7	0,32 ± 0,07	0,24 ± 0,03	0,25 ± 0,06	0,21 ± 0,07	0,21 ± 0,01	0,21 ± 0,02	0,27 ± 0,03	0,22 ± 0,02
20:1w9	0,10 ± 0,03	0,09 ± 0,02	0,11 ± 0,02	0,12 ± 0,04	0,12 ± 0,01	0,09 ± 0,01	0,11 ± 0,00	0,11 ± 0,00
20:1w11	0,19 ± 0,04	0,16 ± 0,03	0,17 ± 0,03	0,33 ± 0,15	0,22 ± 0,03	0,25 ± 0,05	0,22 ± 0,01	0,15 ± 0,01
22:1w9	0,06 ± 0,01	0,05 ± 0,02	0,07 ± 0,01	0,07 ± 0,01	0,08 ± 0,01	0,07 ± 0,01	0,09 ± 0,01	0,08 ± 0,01
Σ Mean MUFA	38,46 ± 2,609	25,84 ± 1,649	38,73 ± 2,640	26,27 ± 1,683	43,58 ± 3,024	41,71 ± 2,909	66,67 ± 4,869	37,82 ± 2,615
Polysaturated								
16:2w4	1,86 ± 0,64	1,17 ± 0,24	1,78 ± 0,13	0,98 ± 0,25	1,48 ± 0,27	1,22 ± 0,09	2,05 ± 0,44	1,11 ± 0,11
16:2w6	0,38 ± 0,12	0,28 ± 0,06	0,41 ± 0,03	0,28 ± 0,09	0,40 ± 0,06	0,33 ± 0,03	0,59 ± 0,14	0,35 ± 0,02
16:3w3	0,11 ± 0,05	0,08 ± 0,03	0,11 ± 0,02	0,20 ± 0,11	0,13 ± 0,03	0,09 ± 0,01	0,19 ± 0,07	0,17 ± 0,09
16:3w4	2,68 ± 0,84	1,92 ± 0,34	3,28 ± 0,13	1,65 ± 0,33	2,67 ± 0,49	2,20 ± 0,13	3,38 ± 0,69	1,94 ± 0,13
16:4w3	0,25 ± 0,06	0,19 ± 0,07	0,26 ± 0,05	0,25 ± 0,09	0,28 ± 0,04	0,22 ± 0,05	0,39 ± 0,12	0,19 ± 0,03
16:4w1	1,33 ± 0,44	0,74 ± 0,08	0,79 ± 0,15	0,42 ± 0,09	0,50 ± 0,08	0,49 ± 0,01	0,69 ± 0,15	0,38 ± 0,04
18:2w9	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,07 ± 0,04	0,00 ± 0,00
18:2w6	0,87 ± 0,25	0,62 ± 0,17	0,91 ± 0,06	0,72 ± 0,25	0,89 ± 0,10	0,75 ± 0,06	1,51 ± 0,34	0,87 ± 0,13
18:2w3	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,02 ± 0,01	0,00 ± 0,00
18:3w3	0,56 ± 0,17	0,45 ± 0,23	0,60 ± 0,13	0,68 ± 0,40	0,48 ± 0,10	0,30 ± 0,05	0,84 ± 0,32	0,66 ± 0,22
18:3w6	0,42 ± 0,12	0,25 ± 0,05	0,38 ± 0,02	0,27 ± 0,06	0,45 ± 0,08	0,46 ± 0,05	0,74 ± 0,08	0,43 ± 0,05
18:4w3	1,33 ± 0,38	0,75 ± 0,17	1,15 ± 0,09	0,65 ± 0,21	0,80 ± 0,10	0,73 ± 0,04	1,35 ± 0,22	0,86 ± 0,09
20:2w9	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,60 ± 0,49	0,00 ± 0,00
20:3w6	0,18 ± 0,05	0,16 ± 0,04	0,24 ± 0,05	0,18 ± 0,04	0,25 ± 0,03	0,22 ± 0,03	0,32 ± 0,02	0,29 ± 0,04
20:4w3	0,20 ± 0,04	0,18 ± 0,03	0,22 ± 0,01	0,21 ± 0,03	0,19 ± 0,01	0,19 ± 0,02	0,24 ± 0,02	0,18 ± 0,01
20:4w6	2,72 ± 0,66	2,26 ± 0,38	3,28 ± 0,43	2,34 ± 0,45	3,34 ± 0,38	3,11 ± 0,32	3,99 ± 0,36	3,60 ± 0,35
20:5w3	10,90 ± 2,64	7,51 ± 1,75	11,67 ± 0,79	5,73 ± 1,37	8,28 ± 1,35	7,45 ± 0,52	9,95 ± 1,03	7,38 ± 0,54
21:5w3	0,17 ± 0,08	0,10 ± 0,03	0,14 ± 0,04	0,11 ± 0,02	0,13 ± 0,07	0,08 ± 0,04	0,07 ± 0,02	0,14 ± 0,04
22:5w3	0,35 ± 0,06	0,25 ± 0,05	0,35 ± 0,05	0,23 ± 0,06	0,27 ± 0,04	0,26 ± 0,04	0,29 ± 0,02	0,25 ± 0,03
22:6w3	1,32 ± 0,25	0,80 ± 0,18	1,14 ± 0,15	0,64 ± 0,23	0,78 ± 0,07	0,71 ± 0,08	0,86 ± 0,07	0,65 ± 0,05
Σ Mean PUFA	25,63 ± 0,541	17,70 ± 0,375	26,71 ± 0,585	15,52 ± 0,292	21,33 ± 0,428	18,83 ± 0,385	28,14 ± 0,510	19,42 ± 0,386
Σ Mean EFA	14,95 ± 1,182	10,57 ± 0,774	16,09 ± 0,456	8,71 ± 0,687	12,40 ± 0,598	11,28 ± 0,303	14,81 ± 0,484	11,62 ± 0,316
Sum w								
w3	15,19 ± 1,053	10,31 ± 0,725	15,63 ± 1,130	8,69 ± 0,546	11,34 ± 0,798	10,04 ± 0,721	14,20 ± 0,958	10,47 ± 0,709
w6	4,56 ± 0,467	3,56 ± 0,394	5,22 ± 0,571	3,79 ± 0,406	5,33 ± 0,579	4,88 ± 0,541	7,15 ± 0,670	5,53 ± 0,631
Ratio								
16:1w7/16:0	1,43 ± 7,622	1,26 ± 3,762	1,42 ± 0,785	1,08 ± 0,785	1,32 ± 0,785	1,32 ± 0,785	1,28 ± 0,785	1,33 ± 0,785
w3/w6	3,33 ± 0,760	2,89 ± 0,560	2,99 ± 0,850	2,29 ± 0,476	2,13 ± 0,689	2,06 ± 0,631	1,99 ± 0,814	1,90 ± 0,670
(16:4w3+18:3w3)/w3	0,05 ± 0,063	0,06 ± 0,071	0,05 ± 0,049	0,11 ± 0,094	0,07 ± 0,035	0,05 ± 0,049	0,09 ± 0,121	0,08 ± 0,029
Total Fas	97,14 ± 4,81	68,92 ± 3,026	100,25 ± 4,92	72,49 ± 3,41	103,99 ± 5,54	98,04 ± 5,28	159,17 ± 8,81	92,50 ± 4,79

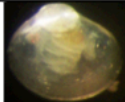
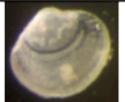
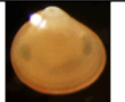


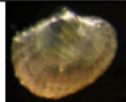
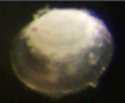


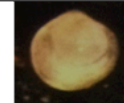
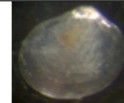
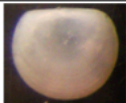


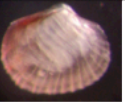
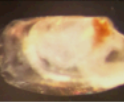




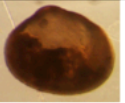

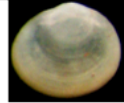

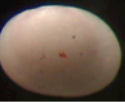
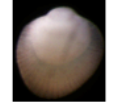
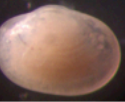
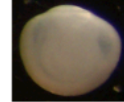



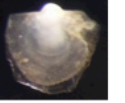
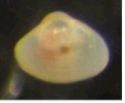
Annexe 11 (suite) Concentration des acides gras ($\mu\text{g g}^{-1} \pm \text{SE}$, n=4) de la matière organique benthique des 16 dates d'échantillonnage en 2014.

FAs concentration (µg g ⁻¹)	29/07/2014	09/08/14	15/08/14	27/08/14	07/09/14	13/09/14	23/09/14	10/10/14
Saturated								
12:0	0,36 ± 0,08	0,20 ± 0,02	1,36 ± 0,76	1,09 ± 0,39	0,58 ± 0,12	0,44 ± 0,21	0,18 ± 0,03	0,24 ± 0,12
13:0	0,10 ± 0,01	0,11 ± 0,01	0,13 ± 0,02	0,23 ± 0,05	0,11 ± 0,01	0,09 ± 0,01	0,05 ± 0,01	0,05 ± 0,01
14:0	4,73 ± 1,08	4,64 ± 0,44	5,26 ± 0,65	8,68 ± 1,69	4,06 ± 0,28	4,26 ± 0,20	2,89 ± 0,26	2,14 ± 0,56
15:0	3,07 ± 0,44	3,67 ± 0,35	5,03 ± 0,89	9,28 ± 1,42	3,37 ± 0,22	3,59 ± 0,35	2,94 ± 0,79	2,00 ± 0,49
16:0	30,26 ± 5,96	31,17 ± 3,21	29,44 ± 4,96	49,24 ± 7,78	24,64 ± 2,14	24,63 ± 2,16	19,58 ± 1,98	12,61 ± 2,75
17:0	0,68 ± 0,09	0,77 ± 0,05	0,97 ± 0,16	1,72 ± 0,19	0,79 ± 0,04	0,77 ± 0,04	0,70 ± 0,10	0,56 ± 0,12
18:0	2,88 ± 0,29	2,76 ± 0,07	2,91 ± 0,26	5,49 ± 0,56	2,83 ± 0,06	2,84 ± 0,20	2,32 ± 0,20	2,48 ± 0,52
19:0	0,08 ± 0,02	0,08 ± 0,01	0,09 ± 0,02	0,19 ± 0,04	0,09 ± 0,00	0,09 ± 0,00	0,07 ± 0,01	0,06 ± 0,01
20:0	0,21 ± 0,02	0,22 ± 0,01	0,21 ± 0,03	0,35 ± 0,04	0,24 ± 0,01	0,22 ± 0,01	0,19 ± 0,02	0,17 ± 0,03
21:0	0,21 ± 0,06	0,25 ± 0,04	0,12 ± 0,03	0,12 ± 0,03	0,17 ± 0,02	0,07 ± 0,03	0,11 ± 0,02	0,16 ± 0,06
22:0	0,37 ± 0,04	0,31 ± 0,02	0,25 ± 0,04	0,42 ± 0,06	0,36 ± 0,02	0,39 ± 0,04	0,36 ± 0,06	0,32 ± 0,07
24:0	0,39 ± 0,04	0,37 ± 0,02	0,38 ± 0,05	0,47 ± 0,04	0,41 ± 0,03	0,35 ± 0,02	0,33 ± 0,03	0,32 ± 0,02
25:0	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00
Σ Mean SFA	43,35 ± 2,282	44,56 ± 2,351	46,14 ± 2,218	77,27 ± 3,723	37,63 ± 1,853	37,75 ± 1,856	29,72 ± 1,473	21,12 ± 0,948
Branched								
13:0iso	0,04 ± 0,01	0,04 ± 0,00	0,05 ± 0,01	0,10 ± 0,02	0,05 ± 0,01	0,04 ± 0,00	0,03 ± 0,00	0,03 ± 0,01
14:0iso	0,40 ± 0,11	0,33 ± 0,01	0,40 ± 0,07	0,55 ± 0,09	0,36 ± 0,05	0,25 ± 0,03	0,21 ± 0,02	0,17 ± 0,05
15:0iso	0,85 ± 0,15	0,83 ± 0,05	0,98 ± 0,14	1,84 ± 0,31	0,94 ± 0,07	0,91 ± 0,07	0,81 ± 0,07	0,73 ± 0,17
15:0anteiso	0,89 ± 0,14	0,87 ± 0,09	1,00 ± 0,15	1,89 ± 0,27	1,01 ± 0,06	0,97 ± 0,12	0,95 ± 0,14	0,86 ± 0,22
16:0iso	0,28 ± 0,04	0,30 ± 0,01	0,35 ± 0,05	0,59 ± 0,06	0,36 ± 0,02	0,28 ± 0,02	0,28 ± 0,03	0,27 ± 0,07
17:0iso	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00
17:0anteiso	0,16 ± 0,03	0,17 ± 0,01	0,16 ± 0,04	0,36 ± 0,04	0,20 ± 0,02	0,19 ± 0,01	0,17 ± 0,02	0,15 ± 0,03
18:0iso	0,01 ± 0,00	0,02 ± 0,00	0,02 ± 0,00	0,13 ± 0,08	0,06 ± 0,02	0,01 ± 0,00	0,02 ± 0,00	0,02 ± 0,01
Σ Mean BFA	2,60 ± 0,131	2,52 ± 0,126	2,91 ± 0,149	5,36 ± 0,277	2,92 ± 0,143	2,62 ± 0,142	2,43 ± 0,134	2,20 ± 0,121
Monounsaturated								
16:1w5	0,43 ± 0,12	0,45 ± 0,02	0,52 ± 0,07	0,99 ± 0,15	0,50 ± 0,05	0,42 ± 0,02	0,41 ± 0,04	0,26 ± 0,06
16:1w7	37,65 ± 10,77	36,18 ± 3,80	41,54 ± 8,21	65,24 ± 11,83	31,79 ± 4,35	26,78 ± 2,20	25,43 ± 3,72	12,60 ± 3,03
16:1w9	0,38 ± 0,13	0,36 ± 0,04	0,37 ± 0,09	0,64 ± 0,11	0,39 ± 0,12	0,28 ± 0,02	0,24 ± 0,02	0,18 ± 0,05
17:1w9	1,23 ± 0,26	1,47 ± 0,15	2,35 ± 0,36	4,28 ± 0,44	1,64 ± 0,12	1,39 ± 0,15	1,54 ± 0,30	0,99 ± 0,29
17:1w7	0,36 ± 0,08	0,41 ± 0,03	0,61 ± 0,10	1,05 ± 0,12	0,48 ± 0,03	0,38 ± 0,04	0,45 ± 0,08	0,30 ± 0,09
18:1w7	2,84 ± 0,69	2,87 ± 0,17	3,46 ± 0,37	5,86 ± 0,62	3,25 ± 0,39	2,58 ± 0,15	2,93 ± 0,45	1,96 ± 0,47
18:1w9	3,27 ± 0,66	3,41 ± 0,38	3,68 ± 0,42	6,44 ± 0,92	3,07 ± 0,33	2,75 ± 0,12	3,00 ± 0,40	1,90 ± 0,33
20:1w7	0,22 ± 0,06	0,33 ± 0,02	0,31 ± 0,04	0,56 ± 0,04	0,29 ± 0,04	0,21 ± 0,03	0,23 ± 0,03	0,17 ± 0,06
20:1w9	0,14 ± 0,01	0,15 ± 0,00	0,13 ± 0,02	0,20 ± 0,00	0,14 ± 0,02	0,11 ± 0,02	0,11 ± 0,01	0,11 ± 0,03
20:1w11	0,21 ± 0,04	0,31 ± 0,04	0,22 ± 0,05	0,47 ± 0,11	0,21 ± 0,02	0,26 ± 0,05	0,22 ± 0,06	0,15 ± 0,04
22:1w9	0,07 ± 0,01	0,09 ± 0,02	0,11 ± 0,02	0,17 ± 0,02	0,08 ± 0,00	0,09 ± 0,01	0,08 ± 0,01	0,06 ± 0,01
Σ Mean MUFA	46,80 ± 3,356	46,03 ± 3,218	53,29 ± 3,692	85,89 ± 5,786	41,84 ± 2,821	35,25 ± 2,376	34,65 ± 2,252	18,69 ± 1,111
Polysaturated								
16:2w4	1,21 ± 0,33	1,07 ± 0,06	1,45 ± 0,22	2,27 ± 0,29	1,21 ± 0,15	1,04 ± 0,06	1,07 ± 0,16	0,71 ± 0,18
16:2w6	0,40 ± 0,14	0,34 ± 0,02	0,39 ± 0,07	0,75 ± 0,08	0,40 ± 0,06	0,37 ± 0,04	0,35 ± 0,05	0,25 ± 0,08
16:3w3	0,07 ± 0,02	0,09 ± 0,01	0,08 ± 0,02	0,11 ± 0,02	0,09 ± 0,03	0,12 ± 0,03	0,11 ± 0,04	0,07 ± 0,04
16:3w4	2,11 ± 0,50	1,90 ± 0,09	2,71 ± 0,36	4,08 ± 0,54	2,33 ± 0,30	1,88 ± 0,12	2,01 ± 0,24	1,33 ± 0,33
16:4w3	0,25 ± 0,06	0,24 ± 0,03	0,21 ± 0,04	0,31 ± 0,10	0,14 ± 0,06	0,25 ± 0,04	0,22 ± 0,05	0,13 ± 0,04
16:4w1	0,45 ± 0,11	0,42 ± 0,01	0,49 ± 0,06	1,03 ± 0,10	0,40 ± 0,05	0,35 ± 0,02	0,32 ± 0,04	0,26 ± 0,07
18:2w9	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00
18:2w6	0,96 ± 0,28	0,99 ± 0,11	1,03 ± 0,11	1,67 ± 0,22	0,93 ± 0,15	0,76 ± 0,07	0,86 ± 0,19	0,50 ± 0,13
18:2w3	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00
18:3w3	0,44 ± 0,15	0,40 ± 0,03	0,39 ± 0,06	0,71 ± 0,13	0,47 ± 0,11	0,36 ± 0,10	0,55 ± 0,25	0,28 ± 0,12
18:3w6	0,57 ± 0,16	0,57 ± 0,07	0,62 ± 0,09	0,91 ± 0,10	0,52 ± 0,08	0,43 ± 0,05	0,42 ± 0,06	0,22 ± 0,05
18:4w3	0,91 ± 0,31	0,83 ± 0,04	0,95 ± 0,11	1,66 ± 0,18	0,91 ± 0,13	0,66 ± 0,05	0,74 ± 0,14	0,45 ± 0,13
20:2w9	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00
20:3w6	0,37 ± 0,08	0,36 ± 0,04	0,37 ± 0,04	0,49 ± 0,06	0,38 ± 0,04	0,26 ± 0,04	0,27 ± 0,04	0,18 ± 0,06
20:4w3	0,22 ± 0,03	0,21 ± 0,01	0,21 ± 0,02	0,36 ± 0,04	0,24 ± 0,01	0,22 ± 0,02	0,19 ± 0,01	0,16 ± 0,04
20:4w6	3,75 ± 0,94	3,79 ± 0,29	4,75 ± 0,34	6,02 ± 0,45	4,64 ± 0,68	3,17 ± 0,26	4,14 ± 0,57	2,45 ± 0,48
20:5w3	8,04 ± 2,36	7,60 ± 0,61	9,22 ± 0,63	13,08 ± 0,71	8,49 ± 1,43	6,23 ± 0,69	6,87 ± 0,86	4,37 ± 1,17
21:5w3	0,20 ± 0,04	0,18 ± 0,08	0,08 ± 0,03	0,05 ± 0,01	0,15 ± 0,05	0,12 ± 0,04	0,08 ± 0,03	0,14 ± 0,10
22:5w3	0,27 ± 0,08	0,36 ± 0,03	0,34 ± 0,04	0,48 ± 0,03	0,34 ± 0,04	0,23 ± 0,05	0,28 ± 0,05	0,16 ± 0,06
22:6w3	0,73 ± 0,25	0,87 ± 0,10	0,81 ± 0,10	1,37 ± 0,02	0,93 ± 0,20	0,54 ± 0,10	0,58 ± 0,08	0,39 ± 0,12
Σ Mean PUFA	20,93 ± 0,417	20,23 ± 0,398	24,10 ± 0,492	35,35 ± 0,684	22,54 ± 0,455	16,99 ± 0,329	19,06 ± 0,377	12,05 ± 0,236
Σ Mean EFA	12,51 ± 1,185	12,26 ± 0,333	14,77 ± 0,357	20,47 ± 0,394	14,05 ± 0,770	9,94 ± 0,351	11,59 ± 0,504	7,21 ± 0,588
Sum w								
w3	11,11 ± 0,775	10,78 ± 0,731	12,29 ± 0,893	18,14 ± 1,265	11,74 ± 0,819	8,73 ± 0,599	9,62 ± 0,661	6,15 ± 0,420
w6	6,05 ± 0,643	6,06 ± 0,655	7,16 ± 0,837	9,84 ± 1,032	6,86 ± 0,822	4,99 ± 0,549	6,04 ± 0,740	3,60 ± 0,437
Ratio								
16:1w7/16:0	1,24 ± 0,785	1,16 ± 0,785	1,41 ± 0,785	1,32 ± 0,785	1,29 ± 0,785	1,09 ± 0,785	1,30 ± 0,785	1,00 ± 0,785
w3/w6	1,84 ± 0,709	1,78 ± 0,693	1,72 ± 0,865	1,84 ± 1,148	1,71 ± 0,820	1,75 ± 0,574	1,59 ± 0,701	1,71 ± 0,428
(16:4w3+18:3w3)/w3	0,06 ± 0,055	0,06 ± 0,030	0,05 ± 0,038	0,06 ± 0,100	0,05 ± 0,060	0,07 ± 0,039	0,08 ± 0,049	0,07 ± 0,042
Total Fas	113,68 ± 6,19	113,33 ± 6,09	126,45 ± 6,55	203,88 ± 10,47	104,94 ± 5,27	92,61 ± 4,70	85,86 ± 4,24	54,06 ± 2,41

Annexe 12 Fiche d'identification des recrues méiofauniques de la famille des *Veneridae*.



Annexe 13 Ensemble des recrues méiofauniques (< 1 mm) identifiées lors des suivis de 2013 et 2014 sur l'habitat des sables grossiers à *Glycymeris glycymeris*.

					
Unknown sp1	Unknown sp2	<i>Goodallia triangularis</i>	<i>Mytilidae</i> sp1	Unknown sp3	<i>Cardiidae</i> sp1
					
Unknown sp4	<i>Loripes lucinalis</i>	<i>Abra tenuis</i>	Unknown sp5	<i>Mactridae</i> sp1	Unknown sp6
					
<i>Epilepton clarkiae</i>	Unknown sp8	<i>Cardiidae</i> sp2	<i>Ensis ensis</i>	<i>Mytilus edulis</i>	<i>Veneridae</i> sp1
					
<i>Nucula</i> sp	<i>Lucinoma borealis</i>	Unknown sp9	<i>Veneridae</i> sp2	Unknown sp10	<i>Cardiidae</i> sp3
					
Unknown sp11	<i>Cardiidae</i> sp4	Unknown sp12	<i>Kurtiella bidentata</i>	Unknown sp13	Unknown sp14
					
Unknown sp15	<i>Pectinidae</i> sp1	<i>Spisula solida</i>			

Annexe 14 Abondance moyenne des recrues méiofauniques des espèces dominantes
(ind m⁻² ± SE) lors des campagnes d'échantillonnages de 2013 et 2014.

Abondance (ind m ⁻²)	<i>Abra tenuis</i>	<i>Mytilidae</i> sp01	<i>Mytilus edulis</i>	<i>Nucula</i> sp1	Unknown sp01	<i>Loripes lucinalis</i>	<i>Macridae</i> sp01
2013							
24/04/13	473 ± 473	437 ± 158	55 ± 55	36 ± 48	127 ± 79		
09/05/13	182 ± 156	146 ± 79	36 ± 18	91 ± 32	146 ± 96		
23/05/13	146 ± 146	200 ± 111	18 ± 18	36 ± 55	73 ± 36		
07/06/13	55 ± 55	291 ± 146	73 ± 48	73 ± 36	36 ± 18		
12/06/13	55 ± 55	273 ± 83	36 ± 18	91 ± 48	200 ± 111		
22/06/13	73 ± 73	237 ± 127	18 ± 18	164 ± 63	91 ± 36		
28/06/13	18 ± 18	164 ± 83	55 ± 32	127 ± 73	109 ± 109		
07/07/13	0 ± 0	255 ± 159	18 ± 18	91 ± 36	18 ± 18		
12/07/13	0 ± 0	182 ± 79	0 ± 0	109 ± 32	55 ± 32		
21/07/13	18 ± 18	73 ± 48	0 ± 0	18 ± 18	36 ± 36		
27/07/13	0 ± 0	73 ± 48	0 ± 0	0 ± 18	36 ± 18		
06/08/13	0 ± 0	146 ± 66	36 ± 18	109 ± 18	91 ± 66		
12/08/13	0 ± 0	109 ± 63	0 ± 0	36 ± 18	18 ± 18		
19/08/13	0 ± 0	91 ± 91	73 ± 48	73 ± 18	55 ± 32		
26/08/13	0 ± 0	164 ± 55	18 ± 18	55 ± 18	36 ± 18		
04/09/13	0 ± 0	164 ± 83	55 ± 55	55 ± 48	109 ± 32		
10/09/13	0 ± 0	146 ± 48	18 ± 18	55 ± 0	55 ± 32		
19/09/13	0 ± 0	182 ± 96	36 ± 36	73 ± 32	18 ± 18		
2014							
12/05/14	200 ± 48	200 ± 48	91 ± 66	18 ± 18		109 ± 55	91 ± 18
18/05/14	164 ± 32	273 ± 95	0 ± 0	91 ± 48		91 ± 36	91 ± 36
30/05/14	55 ± 0	200 ± 48	36 ± 18	91 ± 18		182 ± 91	127 ± 79
16/06/14	36 ± 18	310 ± 66	127 ± 48	91 ± 36		127 ± 18	55 ± 32
26/06/14	18 ± 18	273 ± 109	18 ± 18	73 ± 48		55 ± 32	55 ± 32
11/07/14	0 ± 0	146 ± 36	36 ± 18	73 ± 18		55 ± 55	36 ± 18
28/07/14	0 ± 0	219 ± 32	18 ± 18	127 ± 36		36 ± 18	164 ± 55
09/08/14	18 ± 18	328 ± 63	73 ± 18	182 ± 48		36 ± 36	164 ± 55
26/08/14	36 ± 18	164 ± 83	73 ± 36	109 ± 32		36 ± 18	473 ± 36
07/09/14	18 ± 18	146 ± 18	55 ± 32	127 ± 66		18 ± 18	583 ± 101

ABSTRACT

The goods and services provided by marine benthic ecosystems are partly due to invertebrate populations, such as bivalves, which dominate coarse soft bottoms. The renewal of species with a benthic-pelagic life cycle rely on a successful recruitment, a critical step which involve a set of mechanisms that allow the transition from pelagic to benthic life stages and the survival of juveniles on the substrate. The objective of this present thesis is to analyze the determinism of bivalves recruitment by estimating 1) the role of benthic habitats as a nursery area, 2) the impact of human activities, mainly mussel farming and recreational fishing, and 3) the role of qualitative and quantitative changes of trophic resources available for peri-metamorphic stages, in Chausey archipelago (Normandy) during two bivalves breeding seasons.

Assemblages of bivalve recruits are more diverse and abundant in subtidal than intertidal habitats and their structures depend on the textural nature of substrates. Growth performances of flat oysters juveniles (*Ostrea edulis*) are similar after two months of immersion in habitats and fatty acids composition of their digestive glands indicates a single source across the archipelago. However, juveniles associated with slipper limpet banks accumulate more fatty acids in their digestive glands than in other habitats reflecting the structuring role of this engineer bivalve species.

Although hand-rake harvesting decreases 50% of primary fixation bivalves and changes the dynamics of rare species, this activity is also beneficial to some deposit-feeder species that colonize raked areas. In response to the heterogeneity of benthic habitat in which they are implanted, mussel-farming constructions alter the composition of recruit assemblages and increase the abundance of some species by a factor of 2 to 4.

At the tidal cycle scale, the lipid composition of POM reflects the successive dominance of several primary producers and heterotrophic groups during high and low tides as well as during flood and ebb phases. It was during ebb that adult bivalves seem to preferentially absorb particulate organic matter (POM). At the seasonal scale, the results shows a classical dynamic patterns of pelagic and benthic algal blooms in this region. At an inter-annual scale, while the difference of POM quality is weak, it is difference of quantity of this pelagic resource that opposes the two sampled years: in 2014, the pelagic food resource is characterized by higher concentrations of microalgae markers compared to 2013, which would partly explain the differences in terms of the overall recruitment success of bivalves that is much higher during 2014.

Finally, the major contribution of this research is the clear identification of the influence of the pelagic resource nature on the triggering of the settlement/metamorphosis phases of bivalves. The increase of the bivalve settlement rate is boosted by the appearance of picoplankton photosynthetic organisms, revealed by the increase of the ratio $(16:4\omega_3 + 18:3\omega_3)/\omega_3$ and for which we propose the concept of "Picoeucaryotic Settlement Trigger Ratio" ("PST ratio"). In addition, this present work also emphasize the major effect of anthropogenic pressures currently operating on the French coast of the English Channel and the role of some benthic habitats in the renewal of bivalve populations. The knowledge gained here will be the basis of new lines of thinking on environmental management, which is essential to preserve many coastal ecosystem goods and services.

Key words: Recruitment; Bivalve; Trophic resource; Fatty acids; Benthic habitat; Anthropogenic pressure

RESUME

Les biens et services rendus par les écosystèmes marins benthiques sont en partie assignables aux populations d'invertébrés, tels que les bivalves, qui dominent les fonds meubles grossiers. Le renouvellement des populations d'espèces à cycle de vie benthopélagique est attribuable au succès du recrutement, étape cruciale impliquant un ensemble de mécanismes qui interviennent lors du passage de la vie pélagique à la vie benthique et conditionnent la survie des juvéniles sur le substrat. L'objectif de cette thèse est d'analyser le déterminisme du recrutement des bivalves en estimant 1) le rôle des habitats benthiques en tant que zone de nurserie, 2) l'impact des deux activités anthropiques que sont la mytiliculture et de la pêche à pied récréative, et 3) le poids des variations qualitative et quantitative de la ressource trophique disponible pour les stades péri-métamorphiques, dans l'archipel de Chausey (Normandie) au cours de deux saisons de reproduction des bivalves.

Les assemblages de recrues de bivalves sont plus diversifiés et abondants dans les habitats subtidiaux qu'intertidaux et leur structure dépend de la nature texturale des substrats. Les performances de croissance de juvéniles d'huitres plates (*Ostrea edulis*) sont similaires après deux mois d'immersion au sein des habitats et la composition lipidique de leurs glandes digestives indique une source unique à l'échelle de l'archipel. Cependant, les juvéniles associés aux fonds à crépidules accumulent plus d'acides gras dans leurs glandes digestives ce qui traduit le rôle structurant des espèces ingénieurs.

Bien que la pêche au râteau diminue de 50 % la fixation primaire des bivalves et modifie la dynamique d'espèces rares, cette activité est aussi bénéfique à certaines espèces dépositrices qui colonisent davantage les zones ratissées. En réponse à l'hétérogénéisation de l'habitat benthique sur lequel ils s'implantent, les bouchots à moules modifient la composition des assemblages de recrues et stimulent l'augmentation d'abondance, d'un facteur de 2 à 4, de certaines espèces.

A l'échelle d'un cycle tidal, la composition lipidique de la MOP traduit la dominance successive de plusieurs groupes de producteurs primaires et d'hétérotrophes au cours des phases de marée haute et basse, de flot et de jusant. C'est au cours de cette dernière phase que les bivalves adultes semblent assimiler préférentiellement la MOP. A l'échelle saisonnière, les résultats attestent d'une dynamique classique des patrons d'efflorescences algales pélagiques et benthiques de cette région. A l'échelle interannuelle, bien que la qualité de la MOP diffère peu, ce sont les différences liées à la quantité de cette ressource pélagique qui opposent les deux années de suivi : en 2014, la ressource trophique pélagique est caractérisée par de plus grandes concentrations des marqueurs microalgaux par rapport à 2013, ce qui expliquerait en partie les différences en matière de succès du recrutement global des bivalves bien supérieur en 2014.

Enfin, la contribution majeure de cette thèse est la mise en évidence de l'influence de la nature de la ressource trophique pélagique sur le déclenchement de la phase de fixation/métamorphose des bivalves. L'augmentation du taux de fixation des bivalves est stimulée par l'apparition d'organismes picoplanctoniques photosynthétiques, révélée par l'augmentation du ratio $(16:4\omega_3+18:3\omega_3)/\omega_3$ et pour lequel nous proposons le concept de « Picoeucaryotic Settlement Trigger ratio » (« PST ratio »). En outre, les travaux présentés permettent aussi de conclure sur les effets majeurs des contraintes anthropiques qui s'exercent actuellement sur le littoral français de la Manche et sur rôle de certains habitats benthiques dans le renouvellement des populations. Les connaissances acquises dans cette thèse seront à la base de nouvelles pistes de réflexion quant à la gestion de l'environnement littoral essentielle au maintien de nombreux biens et services écosystémiques.

Mots clés : Recrutement ; Bivalves ; Ressource trophique ; Acides gras ; Habitat benthique ; Pressions anthropiques